14

Anatomisch-physiologische Untersuchungen

über die

Retina

des Menschen und der Wirbelthiere

von

Heinrich Müller,

a. o. Professor in Würzburg.

Mit zwei Kupfertafeln.



Leipzig,

Verlag von Wilhelm Engelmann.

1856.

Inhalt.

Im Jahrgang 1851 der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie habe ich eine kurze Mittheilung über eine Reihe von Untersuchungen gemacht, welche den feinern Bau der Netzhaut bei Thieren aus allen vier Wirbelthierclassen betrafen. Ich hoffte damals eine ausführlichere und vollständigere Darlegung dieser grossentheils neuen Resultate in kurzer Zeit folgen zu lassen. Diess unterblieb, nicht weil ich Ursache gehabt hätte, etwas Wesentliches von den aufgestellten Sätzen zurückzunehmen, sondern einestheils, weil bei der Schwierigkeit des Gegenstandes die Vollkommenheit der Resultate, welche mir wünschenswerth und auch möglich schien, immer noch nicht erreicht war, anderntheils, weil sich bei anhaltender Beschäftigung mit sehr subtilen Dingen zuletzt eine Art von Ueberdruss einstellt, welcher Veranlassung wird, dass die Arbeit, fast vollendet, zu wiederholten Malen eine kürzere oder längere Zeit hindurch ganz liegen bleibt.

Indessen hatte ich die grosse Befriedigung, dass Prof. *Kölliker* [1]) nach Untersuchung der menschlichen Netzhaut meine Angaben in allen wesentlichen Punkten bestätigen konnte. Damals sprachen wir auch beide gleichzeitig die Ansicht aus, dass in Folge der neuen anatomischen Anschauungen die Stäbchenschicht als die Licht percipirende aufgefasst werden müsse [2]). Da nun *Kölliker* gezeigt hatte, dass mensch-

[1]) Gewebelehre, S. 598 ff., und Verh. d. Phys.-Med. Gesellsch. zu Würzburg, 1852, S. 316.

[2]) Verh. d. Würzb. Phys.-Med. Gesellsch., 1852, S. 336. Dort steht irrthümlich, vorgetragen am 13. Nov. statt am 3. Juli. Es war dieselbe Sitzung,

liche Augen nicht nur nicht, wie man gewöhnlich glaubte, ein allzu unzuverlässiges, sondern in manchen Beziehungen thierischen Augen gegenüber ein sehr brauchbares Material liefern, so wendete auch ich mich bei dem grössern physiologischen Interesse, welches jene bieten, ihrer Untersuchung hauptsächlich zu, und habe in den Verhandlungen der Phys.-Med. Gesellsch., 1853, S. 96, von einigen weiteren nicht unwichtigen Resultaten kurze Notiz gegeben, welche namentlich die Anordnung der Stäbchenschicht, das Verhalten der einzelnen Schichten an verschiedenen Stellen, besonders am gelben Fleck, die vielfache Schichtung der Ganglienzellen und das Fehlen der inneren Radialfaser-enden daselbst, die Fortsetzung der Retina in die Zellen jenseits der Ora serrata, den Zusammenhang der Radialfasern mit der Limitans, endlich das gruppenweise Ansitzen der Körner und Stäbchen an je einer Radialfaser betrafen.

Bald darauf hat *Kölliker* in unser beider Namen der Pariser Akademie eine Mittheilung gemacht, welche in den Comptes rendus, 1853, enthalten ist. Endlich ist die Retina-Tafel in *Ecker's* Icones grösstentheils aus gemeinschaftlicher Bearbeitung von *Kölliker* und mir hervorgegangen [1]).

In lebhaftem Gegensatz zu der Zustimmung *Kölliker's* steht das Verdammungsurtheil, welches *Hannover* [2]) gegen die meisten meiner Angaben erlassen hat. Da gerade *Hannover's* Arbeiten über die Retina eine grosse Autorität geniessen und seine in vielen Punkten sehr vorzüglichen Angaben so ziemlich allgemein adoptirt wurden, könnte sein Widerspruch von besonderem Gewicht erscheinen. *Hannover* legt dabei hauptsächlich Werth auf die Untersuchung von Thieraugen, an welchen die Verhältnisse leichter erkannt werden, während wesentliche Verschiedenheiten von den menschlichen Augen nicht anzunehmen seien. Aus demselben Grund stellte ich meine Untersuchungen früher an den Augen sowohl von Säugethieren als Vögeln, Amphibien und Fischen an, denn ich glaube allerdings, dass man in histologischen Dingen zwar nicht von einigen wenigen, namentlich niederen Thieren auf den Menschen zu schliessen ein Recht hat, wohl aber, eine bei allen Wirbelthierclassen im Wesentlichen übereinstimmend nachgewiesene Bildung auch beim Menschen vorauszusetzen, so lange nicht das Gegentheil

laut den Sitzungsprotokollen S. XVI, wo auch *Kölliker* vortrug, wie denn derselbe S. 335 selbst erwähnt, dass einige der in seiner Abhandlung ausgeführten Punkte in der Sitzung von mir waren vorgebracht worden. *Ludwig* (Lehrbuch der Physiologie) schreibt sogar die neuen anatomischen Untersuchungen *Kölliker* allein zu.

[1]) Die Zeichnungen zu dieser Tafel wurden bereits im Anfang des Jahres 1854 abgeliefert.

[2]) Bd. V, S. 17 der Zeitschr. f. wissensch. Zoologie.

direct nachgewiesen ist. Aber gerade bei Thieren bin ich zu meinen abweichenden Resultaten gekommen. *Hannover* bezieht sich zur Widerlegung einfach auf seine früheren entgegenstehenden Angaben. Ich berufe mich, wenn er nicht Unfehlbarkeit für sich in Anspruch nimmt, auf seine künftigen Untersuchungen. Denn wenn auch vielleicht der erste Nachweis, dass eine allgemein anerkannte und sogar bewunderte Darstellung in wesentlichen Punkten unrichtig sei, nicht ohne Schwierigkeiten zu führen war, so ist es doch gewiss nicht schwer, einmal aufmerksam gemacht, das wahre Verhältniss zu bestätigen.

Von anderen Forschern hat *Leydig* (Rochen und Haie, 1852; Ueber Fische und Amphibien, 1853) gelegentliche Mittheilungen über die Retina gemacht, welche sich ziemlich nahe an *Hannover's* Angaben anschliessen, sowohl was die Lage der Nervenfasern zwischen den zelligen Elementen, als was Form und Anordnung der Stäbchen betrifft.

R. Wagner (Gött. Nachrichten, 1853, S. 62) hat im Allgemeinen ausgesprochen, dass er Anschauungen der Retina erhielt, welche mit den meinigen übereinstimmten.

Remak gab (Ueber ganglióse Nervenfasern, Berlin. Mon.-Ber., 1853) einige Notizen darüber, dass der Zusammenhang der Opticusfasern mit multipolaren Ganglienzellen auch beim Menschen nachzuweisen sei, so wie dass die scheinbar körnige Grundsubstanz der Retina aus feinsten varicösen Axenschläuchen bestehe [1]). Später (Allgem. Med. Cent.-Ztg.,

[1]) *Remak* hat an die Pariser Akademie (Compt. rend., 1853) eine Mittheilung gerichtet, worin er für obige Notiz die Priorität der folgenden vier Punkte reclamirt: 1) dass die Nervenfasern der Retina Fortsätze von multipolaren Zellen sind; 2) dass der gelbe Fleck nur aus solchen Zellen besteht; 3) dass solche sich auch an der Innenfläche der ganzen Retina vorfinden; 4) dass die sogenannte granulöse Substanz der Retina nur aus sehr feinen Nervenfasern besteht.

Gegen diese solenne Reclamation muss ich meinestheils Folgendes erwiedern:

1) Der Zusammenhang der Sehnervenfasern mit multipolaren Zellen wurde von *Corti* nicht bestätigt, sondern drei Jahre vor *Remak* (*Müller's* Archiv, 1850) für die Säugethiere mit Sicherheit behauptet, der früheren Behauptungen *Pacini's* gar nicht zu gedenken. Im Jahre 1851 habe ich dasselbe für Fische und Vögel angegeben, und es war somit höchst wahrscheinlich, dass die nach *Kölliker* (Gewebelehre, S. 602) beim Menschen ebenfalls vorhandenen multipolaren Zellen sich auch ebenso zu den Nervenfasern verhalten. Wenn *Remak* Werth darauf legt, diess beim M e n s c h e n zuerst wirklich gesehen zu haben, habe ich meinerseits gar nichts einzuwenden.

2) Dass der gelbe Fleck bloss aus Zellen besteht, ist entschieden unrichtig, dass aber auch dort Zellen, und zwar zahlreich, vorkommen, hatten *Pacini, Bowman, Kölliker* längst bemerkt. Die genauere Angabe, wie die Zellen am gelben Fleck, unbeschadet der anderen Elemente, in zahlreichen

Januar 1854) machte derselbe Mittheilungen über den Bau der Retina, welche neben einigen eigenthümlichen Angaben im Wesentlichen mit dem zusammentreffen, was ich bereits früher über die radiären Fasern, namentlich ihren Zusammenhang mit der Mb. limitans und das Fehlen der inneren Enden an der Macula lutea veröffentlicht hatte, was jedoch *Remak,* mündlicher Mittheilung zufolge, unbekannt geblieben war [1]).

Wenn ich im Folgenden eine Darstellung vom feinern Bau der Retina bei Menschen und Wirbelthieren versuche, so geschieht diess auch jetzt durchaus nicht in der Meinung, den früher erstrebten Grad von Vollkommenheit erreicht zu haben; ich kenne die Lücken, welche noch

Schichten liegen, dann abnehmen und gegen die Peripherie der Retina keine continuirliche Lage mehr bilden, glaube ich zuerst gemacht zu haben (Würzburger Verhandl., 1853, S. 98).

3) Das Vorkommen der multipolaren Zellen in der übrigen Retina ist schon durch das Gesagte erledigt, und nur zu erinnern, dass sie, genau genommen, mit Ausnahme des gelben Flecks und der ganz peripherischen Partien der Retina nicht an der Innenfläche liegen.

4) Die granulöse Schicht der Retina wurde von *Pacini* (Sulla retina. Bologna 1845) ausführlich als wesentlich aus grauen Nervenfasern bestehend beschrieben, welche nach der Richtung der Meridiane des Auges verlaufen sollen.

Wenn also irgendwo in Sachen der Retina zu reclamiren ist, dürfte es nicht auf *Remak's* Seite sein.

[1]) Seit ich die hier gegebene Darstellung meiner Resultate vor längerer Zeit niedergeschrieben, sind noch einige wichtige Arbeiten über den Gegenstand erschienen. *M. de Vintschgau* (Sitzungsber. d. Wien. Akad., Bd. XI, S. 943) hat eine Beschreibung der Retina des Menschen und der Wirbelthiere gegeben, welche meine früheren Mittheilungen im Ganzen bestätigt und auch mit der hier erst gelieferten ausführlichern Darstellung in Vielem zusammentrifft. Dazu kommen andere Angaben, welche neu sind oder von den meinigen abweichen. Die wichtigeren davon werde ich in Zusätzen noch erwähnen. *Kölliker* (Mikroskop. Anatomie, Bd. II) hat seiner frühern Beschreibung der menschlichen Retina eine ausführliche und theilweise modificirte Darstellung derselben nach fortgesetzten Untersuchungen folgen lassen, welche gewiss die Anerkennung der Fachgenossen in noch höherem Maasse finden wird, als bereits die frühere. Es gereicht mir zur besondern Freude, dass darin nicht nur die Anschauung von der Retina, welche ich bei Thieren gewonnen hatte, abermals bestätigt ist, sondern auch die einzelnen Zusätze, welche ich in Bezug auf die menschliche Retina gemacht hatte. Wenn trotzdem, dass wir behufs der Retina-Tafel für *Ecker's* Icones in späterer Zeit vielfach gemeinschaftlich untersuchten und die Dinge besprachen, unsere Ansichten nicht in Allem genau übereinkommen, so glaube ich darin eine Bürgschaft zu finden, dass wir ohne Vorurtheil verfahren sind. — Auch *Gerlach* (Gewebelehre, 2. Aufl.) bestätigt die Angaben von *Kölliker* und mir über die menschliche Retina und gibt an, den Zusammenhang der Zellenfortsätze mit den Körnern gesehen zu haben.

auszufüllen sind, sehr gut, es wird auch bei der Schwierigkeit des Gegenstandes nicht fehlen, dass einzelnes Unrichtige mit unterläuft. Doch will ich einmal eine etwas ausführlichere Darstellung des grossentheils seit einigen Jahren vorliegenden Materials geben und hoffe, dass wie *Kölliker* meine Angaben nach Untersuchung der menschlichen Retina richtig fand, so es auch für die Thiere sich zeigen werde, dass ich den Angaben z. B. *Hannover's* nicht grundlos entgegentrete. Wenn auch vieles anscheinend Neue sich da und dort zerstreut, mit grösserer oder geringerer Zuverlässigkeit bereits von Anderen angegeben, nachträglich vorfand, herrschte doch bis in die letzte Zeit, wie Jedermann weiss oder nachsehen kann, eine solche Verwirrung in den Angaben der geschätztesten Autoren, dass kaum etwas Anderes übrig blieb, als mit der Beobachtung von vorn anzufangen und dann aufzusuchen, was da oder dort schon beschrieben war, wobei dann manche vortreffliche, aber vergessene Angabe bereits zum Vorschein kam. Jedenfalls aber wird die Gesammtanschauung vom Bau der Retina und der Bedeutung ihrer einzelnen Theile durch vereintes Bestreben auf dem neuerdings betretenen Weg in Kurzem eine viel befriedigendere werden, als sie zuvor war, und ist diess zum Theil jetzt schon. Eine Vergleichung der von *Kölliker* und mir in *Ecker's* Icones gegebenen Abbildungen der menschlichen Retina, so wie der hier beigefügten, welche zum grossen Theil schon im Sommer 1853 gezeichnet sind [1]), mit früheren wird diess auf den ersten Blick bekräftigen.

Die neueren Fortschritte wurden grösstentheils dadurch erreicht, dass künstlich erhärtete Netzhäute theils zu senkrechten Schnitten, theils zur Darstellung isolirter Elementartheile verwendet wurden. *G. R. Treviranus* schon hatte zur Erhärtung der Retina Weingeist benutzt [2]), *Michaëlis* 1838 Salpetersäure, *Corti* fand den Zusammenhang der Ganglienkugeln mit den Nerven an Chromsäurepräparaten, und *Hyrtl* [3]) gab sogar, wie ich erst später bemerkte, bereits an, dass man an Augen, welche in Chromsäure erhärtet seien, mit dem Doppelmesser Schnitte machen könne, an denen die Grenzen der Schichten sehr deutlich seien. Eine methodische Untersuchungsreihe erhärteter Präparate glaube ich zuerst angestellt zu haben. Ich habe anfänglich hauptsächlich Chromsäure, aber auch andere erhärtende und conservirende Substanzen benutzt, worin sich manche Theile, wie die Stäbchen, viel besser erhalten. Man kann sich der verschiedenartigsten Salze und Säuren mit ähnlichem Erfolg bedienen und gerade die Ueber-

[1]) Die Ausführung eines grossen Theils der Zeichnungen verdanke ich der gefälligen Unterstützung der Herren *Bittinger, de la Valette* und *Stang*.

[2]) Ueber die Krystalllinse, 1835, S. 65.

[3]) Anatomie, 2. Aufl., S. 415.

einstimmung in den Resultaten derselben zeigt, dass man nicht Kunstproducte vor sich hat, sondern die natürlichen Theile, nur durch Erhärtung leichter darstellbar, allerdings auch nicht selten in Form und Beschaffenheit modificirt. Solche Präparate haben dann eine ziemliche Dauer; ich habe Gelegenheit gehabt, verschiedenen Gelehrten, wie den Herren *Baum, Donders, Gerlach, v. Gräfe, Harless, Schauenburg M. Schultze, v. Siebold, Spiess, Thiersch* und Anderen mikroskopische Präparate vorzulegen, welche Monate und Jahre alt waren. Seither habe ich unzähliche Versuche gemacht, um die geeignetsten Mischungen ausfindig zu machen, worüber später besonders berichtet werden soll.

Im Allgemeinen empfehlen sich zur Untersuchung der Netzhaut als Ganzes, um die Lagerung, relative Dicke u. s. w. der Schichten zu beurtheilen, Augen, welche etwas längere Zeit, Wochen oder Monate, in Chromsäurelösung oder anderen Flüssigkeiten gelegen waren, weil man an solchen härteren Präparaten leichter sehr dünne Schnitte erhält, ohne die Anordnung der Theile zu stören. Mein Verfahren dabei ist einfach folgendes. Ein Stück Netzhaut wird auf den Objectträger gebracht, ein etwas convexes Messer an dessen Seite in senkrechter Lage aufgesetzt und dann in einer wiegenden Bewegung so darüber hingeführt, dass vom Rande ein ganz dünnes Stückchen getrennt wird, welches sich dann umlegt. Wenn man das Messer so hält, dass es sich mit dem Rand des Netzhautstückchens unter einem sehr spitzigen Winkel kreuzt, so wird wenigstens das eine Ende der Schnitte in der Regel dünn genug. Verdünnte Alkalien oder Säuren können dieselben durchsichtiger machen helfen. Zu dem Studium der einzelnen Elementartheile dagegen ist es gerathener, Netzhäute, welche nur kurze Zeit erhärtenden Flüssigkeiten ausgesetzt waren, zu benutzen, oder frische Präparate mit solchen zu untersuchen. Es versteht sich von selbst, dass man die Untersuchung frischer Netzhäute, bloss mit Glasfeuchtigkeit, stets nebenher zur Controle benutzen muss, namentlich für die Beschaffenheit der einzelnen Elementartheile. Es gelingt aber auch von den Lageverhältnissen sich an frischen Augen zu überzeugen, sobald man an erhärteten Präparaten darauf aufmerksam geworden ist.

Es soll nun zunächst der Bau der Netzhaut bei je einem Geschöpf aus jeder Wirbelthierclasse dargestellt und auf die Modificationen, welche innerhalb der einzelnen Classen in einzelnen Gruppen und Gattungen vorkommen, nur gelegentlich Rücksicht genommen werden. Diese Modificationen sind allerdings nicht ganz unbedeutend und versprechen ein interessantes Specialstudium zu geben, so dass man nach einem kleinen Stückchen Netzhaut nicht nur die Classe, sondern auch die Gruppe, auch wohl Gattung und Art des Thieres bestimmen kann,

wovon dasselbe herrührt [1]). Aber zunächst wäre eine hinreichend genaue und sichere Kenntniss der Haupttypen vor Allem wünschenswerth. Statt eines Säugethieres ist der Mensch als Repräsentant gewählt, weil seine Netzhaut im Wesentlichen nach demselben Typus gebaut, aber wegen gewisser Eigenthümlichkeiten, namentlich des gelben Flecks, so wie wegen der grössern Brauchbarkeit zu physiologischen Folgerungen von bedeutenderem Interesse ist. Nach Betrachtung der Eigenthümlichkeiten, welche die menschliche Retina an verschiedenen Localitäten darbietet, soll dann eine vergleichende Uebersicht der Anordnung der Netzhaut bei den Wirbelthierclassen folgen und einige physiologische Bemerkungen den Schluss bilden.

Was die Terminologie betrifft, so sind überall folgende Schichten unterschieden:

1) Stäbchenschicht.
2) Körnerschicht, mit den Unterabtheilungen:
   Aeussere Körnerschicht.
   Zwischenkörnerschicht.
   Innere Körnerschicht.
3) Granulöse Schicht.
4) Nervenzellen-Schicht.
5) Nervenfaser-Schicht.
6) Begrenzungshaut, Membrana limitans.

Zuletzt sollen dann überall die Radialfasern betrachtet werden, welche die übrigen Schichten durchsetzen. Diese der ältern Uebung sich möglichst anschliessende Bezeichnung hat unstreitig viel Unpassendes, namentlich für die Körnerschicht, und man ist leicht versucht, einzelne andere zu substituiren. Es erschien mir jedoch geeigneter, lieber abzuwarten, bis man über die Sachen zu einer gewissen Uebereinstimmung gekommen ist, ehe man die alten indifferenten Namen mit anscheinend charakteristischen vertauscht. Die Namen werden sich finden, und es ist eher zu fürchten, dass wir zu viele, als dass wir zu wenige erhalten.

Retina des Barsches (Perca fluviatilis).

1. Stäbchenschicht.

Es sind in derselben dreierlei Elemente in ihrer gegenseitigen Lagerung zu untersuchen: a) die eigentlichen Stäbchen (bacilli, bâton-

[1]) Es sind nur wenige Formelemente (z. B. Blut, Sperma) in ähnlicher Weise durch die ganze Wirbelthierreihe geeignet, ein mikroskopisches Charakteristicum für die einzelnen Thiergruppen abzugeben, wie diess bei der Retina der Fall ist, und die letztere scheint alle anderen bisher genauer verfolgten Gewebe in dieser Beziehung zu übertreffen.

nets, rods); b) die Zapfen (coni, cônes, bulbs); c) die sogenannten Pigmentscheiden, welche von den Zellen an der Innenfläche der Chorioidea ausgehen und sich eine Strecke weit zwischen die beiden anderen Elemente hineinziehen.

Die einzelnen Stäbchen sind namentlich seit *Hannover's* Untersuchungen in ihrer wahren Beschaffenheit, wie sie in frischen Augen zu sehen sind, bekannt genug. Sie stellen glatte, geradlinige Cylinder dar, welche an einem Ende einfach quer abgesetzt oder abgerundet sind, am andern dagegen sich zuspitzen, um in einen feinen Faden überzugehen. Die Spitze mit dem Faden ist gewöhnlich durch eine Querlinie von dem übrigen Stäbchen geschieden, etwas blasser, und geneigt, sich aufzublähen. Eine kleine Partie der stärker lichtbrechenden Substanz ist häufig durch die Querlinie mit getrennt und bildet dann ein Klümpchen, welches sich von dem übrigen Theil der blassen Spitze mehr und mehr abgrenzt. In ganz frischem Zustand aber ist der Uebergang des dunkelrandigen Stäbchens in den blassen Faden ganz allmälich. Im Verlauf des Fadens finden sich manchmal kleine Anschwellungen, welche den Varicositäten sehr feiner, blasser Nerven ähnlich sind. Die Veränderungen, welche die Stäbchen selbst nach dem Tode, namentlich schnell durch Wasser erleiden, sind von *Hannover* u. A. ausführlich angegeben. Die mit Recht von mehreren Seiten hervorgehobene Neigung zu dem Auftreten querer Abtheilungen, das Aufblähen und Umrollen der Stäbchen hängt offenbar mit einer Decomposition der ursprünglich im Innern gleichmässig vertheilten Substanz zusammen, welche eine genauere Erforschung verdient, aber mit der sogenannten Gerinnung des Nervenmarks in ihrer Erscheinung eine gewisse Aehnlichkeit hat. Bisweilen sieht man über mehrere anscheinende quere Trennungen der Stäbchen oder über Einbiegungen des lichtern Inhalts eine feine, blasse, aber scharfe Contur hingehen, welche sich gerade so ausnimmt, wie diejenige, welche man fast immer zur Seite der Trennungslinie zwischen den Stäbchen und der Spitze mit dem Faden sieht. Hieraus kann man schliessen, dass die Stäbchen nicht durchweg aus homogener Substanz bestehen und sich mindestens sehr leicht eine peripherische, scheidenartige Schicht bildet, wenn man auch nicht mit absoluter Sicherheit die Präexistenz einer eigentlichen Membran damit begründen kann. Dass die Stäbchen, genau genommen, durch gegenseitigen Druck polygonal (hexagonal?) seien, wie *Hannover* angibt, ist eher zu erschliessen, als evident zu beobachten; es könnten jedoch die Lücken zwischen runden Stäbchen auch durch das zwischengelagerte Pigment ausgefüllt sein. Die Länge der in frischem Zustande isolirten Stäbchen bis zur Querlinie ist meist 0,04—0,05 Mm., die Länge der Spitze 0,002—0,004 Mm., die des Fadens wechselt. An erhärteten Präparaten erkennt man jedoch, dass

die Dicke der ganzen Stäbchenschicht sammt dem Pigment 0,1—0,14 Mm., bei anderen Fischen auch 0,2 Mm. beträgt; die Länge der Stäbchen bleibt dann etwas unter diesen letzten Zahlen. Die Dicke der Stäbchen beträgt beim Barsch 0,0026 Mm., bei anderen Fischen mehr oder weniger.

Die Zapfen bestehen aus einem länglichen, dickern Körper und einer nach aussen gerichteten konischen Spitze, welche fast immer durch eine Querlinie getrennt angetroffen werden. Diese Querlinie, welche im Leben wahrscheinlich nirgends vorhanden ist, erscheint wie die analoge an der Spitze der Stäbchen je nach der Focalstellung dunkel oder hell, letzteres namentlich, wenn die Trennung etwas weiter vorgeschritten ist. Es scheint dann die Spitze auf den ersten Blick ganz abgelöst und erst durch Bewegung der Präparate überzeugt man sich von der Verbindung der beiden Stücke, wobei man häufig eine feine Linie zu beiden Seiten jener anscheinenden Spalte vom Zapfenkörper auf die Spitze sich hinziehen sieht, welche sich wie eine zarte Membran ausnimmt. Die konischen Spitzen zeigen sich gewöhnlich kürzer als die Körper der Zapfen, doch sind sie sehr häufig etwas abgebrochen und besonders wohlerhaltene Spitzen erreichen nicht selten die Länge des Zapfenkörpers oder übertreffen sie etwas. In einigen wenigen Fällen sah ich auf einer gewöhnlichen Zapfenspitze noch eine blasse Verlängerung sitzen, etwa so lang als die Spitze selbst, nie aber vollständige, wahre Stäbchen. Die von *Hannover* in jedem Zapfen gesehenen zwei kleinen, runden, gelblichen Körner habe ich nicht bemerkt. Die Substanz, aus welcher die Spitzen bestehen, scheint der Stäbchensubstanz sehr ähnlich, wenn auch vielleicht nicht vollkommen identisch zu sein. Jene haben dieselbe Neigung, eine quere Streifung zu zeigen, welche bis zur anscheinenden Trennung des Inhalts gehen kann, der Zapfenkörper aber zeigt sich, wie *Hannover* mit Recht hervorgehoben hat, durch eine andere Metamorphose als aus einer andern Substanz gebildet, obschon in ganz frischem Zustand das Ansehen ein fast gleichmässiges ist, glatt, glänzend, mit starker Lichtbrechung. Nach dem Tode dagegen, durch Wasser u. dergl., quillt der Zapfenkörper, bläht sich in die Quere, indem er seine nahezu cylindrische Form verliert [1]), und während der Inhalt exquisit körnig wird, hebt sich ein heller Hof ab, welcher nach einiger Zeit sich wie eine ringsum weit abstehende membranöse Hülle ausnimmt. Dabei krümmt sich der Inhalt unter dem Einfluss des eingedrungenen Wassers nicht selten in ähnlicher Weise halbmondförmig, wie ich diess früher von den Kernen der Lymphkörperchen beschrieben habe. Demungeachtet erheben sich auch hier gegen die Deutung des Hofes als

[1]) Bei manchen Fischen ist er auch in frischem Zustand viel weniger gestreckt, als beim Barsch.

eine den Zapfenkörper umgebende präformirte Membran einige Zweifel, welche erst durch weitere Untersuchung gehoben werden müssen. Einmal nämlich sieht man, wie erwähnt, anfangs eine ganz ähnliche Contur auch vom Zapfenkörper auf die Spitze hinübertreten und dann wäre zu eruiren, wie sich diese Membran am innern Ende des Zapfens verhält, wo, wie gezeigt werden soll, dieser continuirlich in andere Theile übergeht.

Die innere, der Spitze gegenüber liegende Seite des Zapfens stellt sich, wenn man diese im frischen Zustand isolirt, gewöhnlich einfach abgerundet dar, wie diess auch von *Treviranus, Hannover* u. A. beschrieben und abgebildet worden ist. Es erstreckt sich jedoch über diese in die Augen fallende Rundung ein Fortsatz weiter bis zu der Grenzlinie, welche überall zwischen Stäbchen- und Körner-Schicht wahrzunehmen ist. Derselbe bricht das Licht weniger stark als der Zapfenkörper, erscheint daher blasser, aber in ganz frischem Zustand ist der Uebergang des Zapfenkörpers in diesen Fortsatz ein ganz allmälicher, jene scharfe Rundung ist noch nicht zu bemerken. Sie geht aus einer ähnlichen Decomposition hervor, wie sie in der Spitze der Stäbchen bemerkt wurde. Die Länge dieses Zapfentheils von der markirten Rundung bis zu der erwähnten Grenzlinie der Körnerschicht ist bei verschiedenen Fischarten eine sehr abweichende, oft eine ganz geringe, oft eine ziemlich bedeutende (0,008 — 0,012 Mm.), wie beim Barsch. Auch sieht man die abgerundete Partie der Zapfen an demselben Präparat nicht immer alle in gleicher Höhe über jener Linie, sondern etwas in einander geschoben. Diess fand ich namentlich, wo die Zapfen an ihrem innern Theil viel dicker sind, als weiter aussen, wie beim Karpfen. Die Breite mag im Leben von der des Zapfenkörpers kaum verschieden sein, an erhärteten Präparaten findet man sie häufig etwas geringer, wie diess auch in Fig. 1 der Fall ist.

Vermittelst des beschriebenen Fortsatzes geht jeder Zapfen in eines der Elemente der Körnerschicht über. Die Grenze der Stäbchen- und Körnerschicht ist schon in frischem Zustand ziemlich deutlich, an erhärteten Präparaten bildet sie eine markirte Linie, welche sich auch an isolirten Zapfen durch einen kleinen Vorsprung oder eine Unebenheit am Rande zu erkennen gibt, die wahrscheinlich damit zusammenhängt, dass dort die Berührung der neben einander gelegenen Theile eine innigere ist. An dieser Linie nun geht jeder Zapfen in einen birnförmigen Körper über, welcher einen oft exquisit deutlichen Zellenkern, auch mit Kernkörperchen enthält, und nach einwärts in einen starken Faden ausläuft, der die Körnerschicht durchsetzt. Auch die Form dieses kernhaltigen Körpers, welcher einstweilen Zapfenkorn heissen mag, ist je nach der Thiergattung verschieden, bald kurz, bald gestreckt, wonach auch die Entfernung des

Korns vom Zapfen wechselt und der Uebergang in den Faden rasch oder allmälich geschieht. Von der beschriebenen Fortsetzung des Zapfens in das Korn mit dem Faden überzeugt man sich am leichtesten an erhärteten Augen, doch gelingt es auch, die betreffenden Elemente frisch in wohlerhaltenem Zusammenhang isolirt zu sehen. Es ist um so mehr zu verwundern, dass *Hannover* u. A. diese Fortsetzung des Zapfens ganz übersehen haben, als sie, wie ich später gefunden habe, schon von *Gottsche* angegeben war, s. *Müller's* Archiv, 1839, S. 387.

Pacini, dessen Schrift über die Retina bei Manchen die Beachtung und Anerkennung nicht fand, welcher sie so sehr würdig war, hat bereits bemerkt, dass Körperchen am innern Ende der Zapfen und Stäbchen eine Verbindung mit den inneren Schichten herstellen, wenn auch deren Form und Anordnung nicht richtig erkannt war.

Die Zapfen sind theils einfach, wie sie oben beschrieben wurden, theils je zwei zu Zwillingen vereinigt. Es sind dann die Körper derselben so verschmolzen, dass man im ganz frischen Zustand nur von den Spitzen her, welche immer vollkommen getrennt sind, eine schwache Längslinie als Andeutung der Trennung erkennt. Später scheiden sich auch die Zapfenkörper mehr, so dass an Präparaten, welche in Wasser gebläht sind, jeder eine eigene körnige Masse mit hellem Hof bildet (s. Fig. 3 *g*). Die einander zugekehrten Seiten der beiden Zapfen sind abgeplattet, wie man bei Betrachtung der aufrechtstehenden Zapfen von aussen oder innen her erkennt. An den Zwillingen ist, wie die Spitze, so auch das Zapfenkorn stets doppelt vorhanden und die beiden Fäden verlaufen getrennt. Was *Hannover* als Zwillinge mit rundem Horizontalschnitt im Gegensatz zu denen mit ovalem Horizontalschnitt beschreibt, sind die oben als einfach bezeichneten Zapfen. Sie tragen nicht zwei, sondern nur eine Spitze. Beim Barsch sind die Zwillinge an Zahl überwiegend, indem die Anordnung so ist, dass jeder einfache Zapfen von seinen Nachbarn durch Zwillinge getrennt ist, die Stäbchen ungerechnet. Bei manchen Fischen kommen bloss einfache Zapfen vor.

Während es bei den Zapfen unbestritten ist, dass die Spitzen nach aussen gegen die Chorioidea gerichtet sind, kann diess von der Anordnung der Stäbchen nicht gelten. Es war seit *Hannover* allgemein angenommen, dass das stumpfe Ende der Stäbchen nach innen gekehrt sei, die Spitze mit dem Faden aber sollte in den Pigmentscheiden nach aussen stecken. Ich habe im Gegentheil behauptet, dass die Spitzen und Fäden nach einwärts gerichtet sind, so wie dass die Stäbchen selbst, nicht ihre Fäden, im Pigment stecken und glaube der allgemeinen Annahme nicht ohne bestimmte Ueberzeugung entgegengetreten zu sein. An gehärteten Präparaten, wo die Elemente in ihrer natürlichen Lage und ihrem Zusammenhang

festgehalten sind, sieht man die Stäbchen zwischen den inneren Theilen der Zapfen in feine Fädchen übergehen, welche den von den Autoren beschriebenen vollkommen ähnlich sind, aber weiterhin mit den Elementen der äussern Körnerschicht in Zusammenhang stehen. Stäbchen, welche hin- und herflottiren, während sie mit den Fäden an der Körnerschicht festsitzen, kann man auch an frischen Präparaten öfters sehen. Dagegen konnte ich nie nach aussen gekehrte Fäden auffinden. Man sieht an manchen Stellen, wo wenig Pigmentmolecüle liegen, auf das Bestimmteste die Stäbchen selbst bis an die Chorioidealzellen sich hinerstrecken, von denen die sogenannten Pigmentscheiden ausgehen. Es ist dazu namentlich das vordere Ende der Retina bei Fischen mit grösseren Stäbchen, z. B. Hechten, zu empfehlen. Auch sonst sieht man gelegentlich aus den äusseren Theilen der Pigmentscheiden, wo sie von den Chorioidealzellen abgerissen sind, die Stäbchen etwas hervorragen, oder wenn an gehärteten Präparaten einige Stäbchen sammt der zugehörigen Pigmentzelle isolirt sind, so treten durch verdünntes Kali oder Natron die quellenden Stäbchen vollkommen kenntlich allmälich heraus. Ich muss desswegen nicht nur dabei bleiben, dass Fäden an der innern Seite der Stäbchen sitzen, sondern auch, trotz der neuerdings wiederholten Versicherung *Hannover's* (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V, S. 10), dass sämmtliche von ihm beschriebenen und abgebildeten Spitzen und Fäden der Stäbchen nach aussen gekehrt seien, behaupten, dass jene Fäden dieselben sind, welche bisher nach aussen verlegt worden waren [1]). Um einer Missdeutung vorzubeugen, will ich bemerken, dass ich es für möglich halte, dass das äusserste im Pigment verborgene Ende des Stäbchen etwas zugerundet oder zugespitzt sei, denn wenn man dasselbe scharf quer abgestutzt sieht, ist ebenso die Möglichkeit gegeben, dass ein kurzes Stückchen abgebrochen ist, als man im andern Fall eine secundäre Veränderung annehmen könnte. Allein eine solche geringe Zuschärfung wäre jedenfalls mit den beschriebenen Fäden durchaus nicht zu verwechseln.

Aus dem Gesagten geht auch hervor, dass, wenn *Hannover* bei seiner Präparationsweise der Retina das Pigment von der äussern Seite derselben entfernt, er die Stäbchen selbst in dem grössten Theil ihrer Länge weggenommen und nur die zwischen den Zapfen steckende

[1]) Auch in diesem Punkt war schon vor *Hannover* eine richtigere Erkenntniss angebahnt, indem *Henle* (*Müller's* Archiv, 1839, S. 171) angegeben hatte, dass Spitzen und Fäden an dem Ende der Stäbchen vorkommen, welches in der Substanz der Retina steckt. Freilich hielt *Henle* damals noch die Stäbchen für die innere Schicht der Retina, welche Ansicht besonders durch *Bidder* widerlegt wurde, dem sich dann *Hannover* und alle Uebrigen anschlossen.

innere Partie derselben übrig gelassen hat. Dadurch kommt es auch, dass *Hannover* angibt, die Zapfen seien fast so lang als die Stäbchen mit ihren Fäden, während sie doch von denselben, wenigstens beim Barsch und nahestehenden Knochenfischen, bedeutend an Länge übertroffen werden. *Hannover* gibt selbst, wie *Henle* schon früher, an, einzelne längere Stäbchen bemerkt zu haben und meint, letztere seien vielleicht von der vordern Partie der Retina. Aber an längeren Schnitten, welche auf dem vordern Rand der Retina senkrecht stehen, erkennt man sehr deutlich, dass wie andere Schichten, z. B. die Nervenschichte, so auch die Stäbchenschichte nach vorn zu niedriger, somit die Stäbchen kürzer werden. Es waren also jene längeren Stäbchen wohl nur solche, die dem gewöhnlichen Schicksal der Abkürzung entgangen waren.

Die Lage des Punktes, wo die Stäbchen in die Fäden übergehen, ist schwer ganz genau festzustellen. An einigen gut conservirten Präparaten lag derselbe nicht bei allen Stäbchen in gleicher Höhe, sondern nur ungefähr im Niveau der Rundung, welche sich am innern Theil des Zapfenkörpers findet, oder mehr einwärts gegen die Grenzlinie zwischen Stäbchen- und Körner-Schicht. In solchen Fällen reichen also die Stäbchen selbst noch zwischen die Zapfen hinein und die Uebergangsstelle derselben in den Faden entspricht dem blassern Anhang des Zapfens. Die Fäden gehören dann nur zu einem kleinen Antheil der Stäbchenschicht an, erstrecken sich in die nächste, die Körner-Schicht, mit deren Elementen sie in Verbindung stehen, und da diese in verschiedener Höhe liegen, muss auch die Länge der Fäden eine verschiedene sein, wie man diess wirklich an Stäbchen sieht, welche mit ihren Körnern in Zusammenhang isolirt sind. Ich kann nicht behaupten, dass diess überall bei Knochenfischen constant sei, indem ich früher einige Male gesehen zu haben glaube, dass zwischen den Körpern der Zapfen bereits der fadige Theil der Stäbchen liege, dieser also etwas weiter aussen beginne. Ob auch bei Fischen, wie bei Säugethieren, es vorkommt, dass manche Stäbchen direct, ohne Faden, in eines der Körner übergehen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. *Pacini* gibt zwar an, dass bei allen Wirbelthierclassen am innern Ende der Stäbchen wie der Zapfen ein rundliches Körperchen sitze, welches zwischen Nervenkernen (Körnern) und Ganglienzellen in der Mitte stehe, aber er macht daraus ein eigenes Ergänzungsstratum der Körnerschicht, hat somit den Zusammenhang der Körner selbst mit den Stäbchen übersehen. Auch das Körperchen, welches innen an dem Zapfen sitzt, ist sehr unvollkommen dargestellt, und wenn er abbildet und beschreibt, wie die beiden Zapfen eines Zwillings an dem angeblich äussern Ende verschmelzen, während an dem innern zwei Kügelchen sitzen (Fig. 10 *C*), so scheint es, dass letztere nichts

Anderes sind, als die metamorphosirten Zapfenspitzen, somit die in der That nach aussen gerichteten Enden [1]).

Das Verhältniss der Zapfen und Stäbchen auf dem Grundriss hat *Hannover* besonders studirt und hierzu ist die von ihm angegebene Präparation der Retina sehr geeignet, indem sie das Niveau, wo innere Partien der Stäbchen und Zapfen zwischen einander stecken, blosgelegt zur Anschauung bringt. Die sehr schönen und instructiven Abbildungen *Hannover's* von diesen auch in der Natur sehr zierlichen Objecten sind indess, was die äusserste Regelmässigkeit betrifft, wohl als schematisch zu nehmen, indem, wie er selbst angibt, die Zahl der um einen Zapfen gestellten Stäbchen bei demselben Thier variirt. Dass die runden Zapfen nicht mit zwei Spitzen versehen sind, wurde schon bemerkt.

Die sogenannten Pigmentscheiden bestehen nicht aus eigenen Elementen, sondern es sind Stäbchen und Zapfen, wie bei anderen Thieren in niedrige Grübchen der Chorioidealzellen, so hier sehr tief in die letzteren eingesenkt, oder, wenn man lieber will, die Choiroidealzellen senden hier sehr lange pigmentirte Fortsätze zwischen die Elemente der Stäbchenschicht. Sie erstrecken sich in der Regel bis in die Gegend der Querlinie zwischen Spitze und Körper der Zapfen, so dass erstere noch eingehüllt ist, letztere aber nicht mehr. In frischem Zustand sieht man das Pigment an den Zapfen sehr häufig noch haftend, an den Stäbchen dagegen nicht leicht, indem diese sich meist herausziehen. Die Substanz der Pigmentzellen mit ihren Fortsätzen ist, abgesehen von den Pigmentmolecülen, bei vielen Fischen eine sehr weiche und zerstörliche, so dass man durch Präparation in frischem Zustand eine Menge der verschiedensten Formen erhält, aber über die ursprüngliche Beschaffenheit wenig Urtheil hat. Dabei bilden sich schnell eine Menge Tropfen, welche die Pigmentmolecüle enthalten und von *Hannover* als eine ölige Substanz angesprochen werden, welche die membranösen Scheiden innen auskleide. *Bruch* hat diese Tropfen, wie mir scheint, richtiger als eine eiweissartige Substanz bezeichnet, und ich halte sie einfach für die weiche Masse, welche Träger der Pigmentmolecüle zwischen Stäbchen und Zapfen ist. Sie gehört ohne Zweifel grossentheils den Pigmentzellen an, wie man denn auch bei Säugethieren aus diesen leicht Tropfen austreten sieht, welche nur weniger lichtbrechend sind. Vielleicht ist diese Masse auch theilweise analog der glashellen Zwischensubstanz, welche man bei Säugethieren und Menschen in ganz frischem Zustand von ziemlich cohärenter Beschaffen-

[1]) *Vintschgau* (a. a. O. S. 964) beschreibt auffallender Weise die Stäbchen geradezu als aussen auf den Zapfen sitzend, hat somit die Anordnung der Stäbchenschicht und die Art ihres Zusammenhangs mit den Körnern gänzlich misskannt.

heit in der Stäbchenschicht findet. Bei anderen Fischen bilden die Pigmentfortsätze festere, spiessige Massen, welche ihre Form länger erhalten. *Hannover* bezeichnet, wie erwähnt, die Pigmentscheiden als membranös und glaubt, dass sie farblos den ganzen Zapfen umgeben, so dass dieser in einer Kapsel stecke. Mir scheinen Theile, welche man als membranös bezeichnen dürfte, nicht vorhanden zu sein, ausser etwa die früher erwähnte anscheinende Hülle des Zapfens. Diese gehört aber, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, sicherlich dem Zapfen selbst und nicht den Pigmentzellen an. Dass jedenfalls nicht eine von letzteren ausgehende membranöse Scheide den ganzen Zapfen wie eine Kapsel umhüllen kann, geht daraus hervor, dass der Zapfen nicht, wie *Hannover* annahm, nach innen abgerundet endet, sondern sich in andere Theile fortsetzt. An erhärteten Präparaten sieht man von der Fläche, wie an frischen, die bekannte polygonale Form der Pigmentzellen. An senkrechten Schnitten zeigt sich die äussere, weniger oder nicht pigmentirte Partie jeder Zelle als ein bellerer Saum. Der Kern ist meist deutlich da gelagert, wo die Pigmentmolecüle zahlreicher werden, in geringerer oder grösserer Entfernung von der äussern Seite der Zellen. In letzterem Fall hat diese auch, abgesehen von den Fortsätzen, eine mehr cylindrische (resp. prismatische) Form. An der innern Seite der Zelle erstrecken sich die Pigmentmolecüle, durch eine amorphe Substanz zusammengehalten zwischen die Stäbchenschicht hinein. Von einer öligen Substanz ist hier nichts zu sehen. Nicht selten gelingt es, einzelne Zellen sammt den deutlich zwischen den Pigmentfortsätzen steckenden zugehörigen Stäbchen zu isoliren, und man hat dann Cylinder von 0,006—0,012 Dicke vor sich, welche bisweilen eine Länge von 0,1—0,2 Mm. erreichen. In Augen, deren Herkunft ich nicht mehr bestimmen konnte, wahrscheinlich von Leuciscus, fand ich einmal die äussere Seite vieler Zellen statt, wie gewöhnlich, quer abgestutzt, in eine konische Spitze von 0,04 Mm. ausgezogen, welche nur sparsame Pigmentkörnchen enthielt. Eine Verwechslung solcher Fortsätze mit angeblichen nach aussen gerichteten Spitzen der Stäbchen selbst, wie sie *Hannover* beschrieben hat, ist nicht wohl möglich.

Bei manchen Fischen sind die Körnchen, welche in den Chorioidealzellen enthalten sind, keine dunkelen Pigmentmolecüle, sondern erscheinen bei auffallendem Licht weisslich oder gelbröthlich. Es zeigt sich auch hier die Verwandtschaft zwischen eigentlichen Pigmentmolecülen und anderen das auffallende Licht in mannigfacher Weise reflectirenden Körperchen, welche sich auch sonst durch analoges Vorkommen beider bei Fischen, Cephalopoden u. s. w. ausspricht. *Hannover* bezeichnet solche Fische wohl nicht passend als Albino's, indem es sich nicht um eine Eigenthümlichkeit einzelner Individuen, sondern bestimmter Arten handelt. Eher kann dieser Zustand in gewisser

Beziehung mit der manchen Thieren zukommenden Tapete verglichen werden, nur dass bei dieser eine eigenthümliche Licht reflectirende Masse hinter den farblosen Chorioidealzellen angebracht ist, während sie hier in diesen selbst liegt. Der optische Effect muss wohl auch hier eine Verstärkung des Lichts sein, das weniger absorbirt wird, als diess durch ächtes Pigment geschieht. Diese Beschaffenheit der Molecüle findet sich öfters bloss an der obern Hälfte des Bulbus, und man könnte damit vielleicht in Verbindung bringen, dass den Fischen vom Boden der Gewässer wohl nur schwächeres Licht zukommt. In manchen Zellen ist der äusserste Theil mit ächtem Pigment gefüllt, während zwischen den Stäbchen farblose (reflectirende) Molecüle liegen. Weiter aussen, der Chorioidea angehörig, liegen z. B. beim Kaulbarsch sehr grosse, mit dunklem Pigment besetzte Platten.

2. Körnerschicht.

Diese Schicht zerfällt bei Fischen evidenter als bei den meisten anderen Thieren in drei Unterabtheilungen.

a) Die äussere Körnerschicht besteht aus zweierlei Elementartheilen, von denen die einen, welche mit den Zapfen zusammenhängen, als Zapfenkörner, die anderen, welche mit den Stäbchen verbunden sind, als Stäbchenkörner bezeichnet werden mögen. Die letzteren sind ziemlich klein, nach der Dickendimension der Retina etwas verlängert (0,008 auf 0,004 Mm.) und haben die Bedeutung kleiner Zellen, in denen der Kern fast so gross ist als die Zelle, so dass man ihn oft nur schwierig unterscheidet. Besonders wenn die Stäbchenkörner isolirt sind, sieht man die Zellencontur nach zwei Seiten in feine Fädchen übergehen, von welchen das eine auf die oben beschriebene Weise die Verbindung nach aussen hin mit einem Stäbchen herstellt, das andere aber nach innen zu gerichtet ist. Diese Stäbchenkörner liegen in mehrfachen Reihen über einander, indem Fädchen und Zellchen zwischen einander geschoben sind. Das zweite Element, die Zapfenkörner, wurde oben bereits erwähnt. Sie bestehen aus einem kernhaltigen Körperchen von ovaler, birn- oder lancettförmiger Gestalt, welches nach aussen in den Zapfen, nach innen rasch oder allmälich in einen Faden übergeht. Der letztere tritt zwischen den Stäbchenkörnern hindurch und geht an der innern Grenze der Schicht in eine kleine Anschwellung über, welche meist sich als ein rundlich-dreieckiges Knötchen darstellt. An wohlgelungenen Schnitten zeigen sich an der äussern Grenze der Schicht, gegen die Stäbchen hin, die kernhaltigen Partien, an der innern Grenze aber die genannten Knötchen in einer regelmässigen Reihe, welche sich meist durch ein etwas helleres Ansehen von der Umgebung auszeichnet. Jene Knötchen, welche

häufig in inniger Berührung unter einander stehen, sind an ihrer innern Seite fast immer abgerissen, und obschon sie sicher mit weiter einwärts gelegenen Theilen in Verbindung stehen, ist die Art derselben äusserst schwierig genau anzugeben. Die Dicke der äussern Körner-Schicht beträgt 0,04 — 0,06 Mm.

b) Die Zwischenkörnerschicht ist bei allen Fischen, welche ich bis jetzt untersucht habe, durch eigenthümliche Zellen sehr ausgezeichnet, welche ich bereits in meiner ersten Mittheilung hervorgehoben habe. Dieselben sind meist von ansehnlicher Grösse, mehr oder weniger platt, mit zahlreichen Fortsätzen versehen. Eine solche Zelle vom Barsch ist Fig. 12 abgebildet.

Viel schönere Präparate erhielt ich vom Kaulbarsch (Acerina cernua). Hier sind zwei Schichten zu unterscheiden, welche in der Form der Zellen von einander abweichen (Fig. 9 — 11). Eine Schicht zeigt Zellen von 0,05 — 0,1 Mm. Durchmesser mit kurzen, aber breiten Fortsätzen nach verschiedenen Seiten, durch welche sie mit den benachbarten in Verbindung stehen. An den kurzen Brücken, welche dadurch entstehen, ist manchmal eine Andeutung der Stelle bemerkbar, wo die beiden Zellen zusammenstossen, andere Male aber nicht. Mitunter (im Hintergrund des Auges) sind diese Brücken so breit, kurz und zahlreich, dass die Lücken, welche in diesem Netz von Zellen bleiben, viel weniger Raum einnehmen als diese selbst. Weiter gegen die Peripherie der Retina werden die Verbindungsäste länger und die Lücken grösser. Die Zellen enthalten in der Regel einen schönen, bläschenartigen Kern und einen hellen Inhalt, welcher durch Erhärtung granulös wird. — Die Zellen der zweiten Schicht sind dadurch ausgezeichnet, dass ihr Rand sehr tief eingeschnitten ist, indem sie mehrere dünnere, längere Fortsätze aussenden, welche sich ein oder mehrere Male theilen, wobei sie an den Theilungsstellen gewöhnlich etwas anschwellen. Diese Fortsätze gehen nun ebenfalls sehr häufig in die benachbarten Fortsätze anderer Zellen über, so dass ein weitmaschiges Netz entsteht. Dabei ist die Form der Zellen und ihrer Fortsätze im Einzelnen eine sehr wechselnde; gegen das vordere Ende der Netzhaut nehmen die Fortsätze an Länge und Ausbildung so zu, dass ein mittlerer Körper der Zelle kaum mehr vorhanden ist (Fig. 11). Doch ist der Zellenkern fast immer vollkommen deutlich. Die Fortsätze erstrecken sich manchmal bis 0,2 Mm. vom Mittelpunkt der Zelle.

Es lässt sich leicht nachweisen, dass diese Zellen in früherer und späterer Zeit mit den Ganglienzellen, welche den Nervenfasern zunächst liegen, zusammengeworfen und verwechselt worden sind. Es ist aber ebenso zuverlässig, dass sie, von letzteren durch die granulöse Schicht und die inneren Körner getrennt der Zwischenkörnerschicht angehören. Man überzeugt sich davon einmal durch Präparation

mit der Loupe. Es spaltet sich nämlich an erhärteten Präparaten sehr leicht und öfter, als man wünschen möchte, gerade an der Zwischenkörnerschicht die Retina in eine innere und eine äussere Platte, wobei die Zellen bald dieser, bald jener folgen, und es gelingt dann in günstigen Fällen mit Nadeln membranöse Plättchen von ziemlicher Ausdehnung abzulösen, welche lediglich aus jenen Zellen bestehen. Man erkennt dann bei Betrachtung solcher Präparate von der Fläche leicht, dass die zwei Formen von Zellen als zwei Schichten über einander liegen, und zwar, dass die tief gespaltenen die innere, die anderen die äussere Lage bilden (s. Fig. 9). Manchmal glaubte ich früher auch mehr als zwei Lagen von Zellen zu unterscheiden, so namentlich noch eine Schicht kleiner, sehr platter, ebenfalls sternförmiger und anastomosirender Zellen, doch kann ich diess jetzt nicht mit Bestimmtheit behaupten. Ausserdem lässt auch die Betrachtung senkrechter Schnitte keinen Zweifel über die wahre Lage dieser Zellen. Auf den ersten Blick zwar erkennt man hier wenig von denselben, denn da sie mit ihren Flächen der Oberfläche der Retina parallel liegen, zeigen sie sich nur im Profil. Man unterscheidet indessen, wenn man die Zellen einmal kennt, die äussere Schicht als eine körnige Masse und die hellen Kerne darin, welche sich längsoval ausnehmen, fallen oft sehr deutlich in's Auge. Die innere, langästige Schicht erscheint im Profil mehr streifig. Wenn man dann durch Druck auf solche Schnitte einen Theil der Zellen zum Umlegen bringt, so dass man sie mehr oder weniger von der Fläche sieht, so kann man sie in loco nicht mehr verkennen. Die Dicke der Schicht beträgt meist 0,02 — 0,03 Mm.

Das Verhältniss der Zellen zu benachbarten Elementen ist schwer genau festzustellen. Dass senkrecht faserige Theile durch die Lücken des Zellennetzes aus der innern Körnerschicht in die äussere treten, ist sicher; manchmal scheint es auch, als ob die Zellen selbst mit anderen Elementen in Zusammenhang ständen, doch halte ich diesen nur für scheinbar, da ich ihn nie zu völliger Evidenz bringen konnte [1]).

[1]) Auch *Vintschgau* (a. a. O. S. 965) meldet nichts von einem Zusammenhang dieser Zellen mit anderen Elementen. Uebrigens bestätigt er im Allgemeinen die von mir angegebene Lage der Zellen. Im Einzelnen ist es mir jedoch nicht leicht, seine Angaben mit den meinigen in Einklang zu setzen. Wenn er sagt, dass ich in meiner ersten Mittheilung die beiden Schichten von Zellen neben einander verlegte, dann in der zweiten Notiz zwischen die beiden Körnerschichten, und wenn er dann seine eigenen Beobachtungen mit der letztern Angabe im Einklang glaubt, während er doch in der Abbildung Fig. XI *e* u. *g* als die beiden Zellenreihen bezeichnet, also die eine Reihe diesseits, die andere jenseits der noch zu beschreibenden anderen Zellen (innere Körner mit Anschwellungen der Radialfasern) verlegt, so kann ich diess nicht gelten lassen. Ich habe von Anfang beide

Bei manchen anderen Knochenfischen sind die Zellen weniger platt und bilden dann im Profil eine merklich dickere Schicht, als es bei Perca und Acerina der Fall ist. Bei einigen Fischen (z. B. Cyprinus barbus, Leuciscus) findet sich an analoger Stelle ein dichtes Netz von streifigen, ramificirten Strängen, 0,002 — 0,006 Mm. breit, welche ähnliche Lücken lassen, wie jene Zellen, an denen aber eine Zusammensetzung aus Zellen kaum zu erkennen ist, obschon einzelne dickere Stellen den Zellenkörpern zu entsprechen scheinen. Bisweilen fand ich ein solches Netz von Strängen neben deutlichen Zellen. Bei Rochen und Haien sind den oben beschriebenen ähnliche, zum Theil colossale Zellen sehr deutlich. *Leydig* (Fische und Reptilien, S. 9) gibt neuerlings die Abbildung und Beschreibung von Zellen aus der Retina des Störs, von denen mir im höchsten Grade wahrscheinlich ist, dass sie mit den von mir bei Knochenfischen und Plagiostomen beschriebenen Zellen identisch sind und ebenfalls der Zwischenkörnerschicht, nicht aber der Schicht der Ganglienzellen angehören. Wenn demnach das Vorkommen solcher Zellen in der angegebenen Schicht bei Fischen allgemein zu sein scheint [1]), so ist es auffallend, dass evident ähnliche Zellen mir bis jetzt ausserdem nur bei Schildkröten vorgekommen sind, wo sie ebenfalls mit vielen und langen Fortsätzen versehen sind, deren Anastomosen ich übrigens dort noch nicht gesehen habe.

Die Deutung der fraglichen Zellen, welche zu den ausgezeichnetten gehören, die man überhaupt findet, ist eine schwierige Aufgabe. Obgleich Formen vorkommen, welche Jeder beim ersten Anblick für multipolare Ganglienzellen zu halten geneigt sein würde, so scheint

Zellenreihen als benachbart und als nach innen von der äussern Körnerschicht liegend angesehen; nur habe ich in der ersten Notiz bloss die Anschwellungen der Radialfasern als nach innen von den Zellen gelegen erwähnt, während ich in der zweiten die Lage der Zellen zwischen den beiden Körnerschichten deutlicher bezeichnete. Ausserdem beschreibt *Vintschgau* eine andere Art von grossen Zellen, welche aber mit der von mir beschriebenen ersten, äussern Lage offenbar identisch sind. Endlich führt er noch kleine, drei - viereckige Zellen mit Fortsätzen und die Anschwellungen der Radialfasern an, ohne jedoch den einzeln beschriebenen Zellen eine bestimmte Lagerung zuzuweisen. Nach den Abbildungen zu schliessen, hatte *Vintschgau* überhaupt keine günstigen Präparate von dieser Schicht, und ich möchte vermuthen, dass die zuletzt beschriebenen kleinen Zellen die sind, welche ich als innere Körner bezeichne, dass ferner die vorher genannten den von mir in der Zwischenkörnerschicht zuerst beschriebenen Zellen entsprechen, während die mit langen Fortsätzen von *Vintschgau* bei den von ihm untersuchten Fischen nicht zu sehen waren; endlich die Schicht *c* in Fig. XI möchte vielleicht das sein, was ich als Anschwellungen am innern Ende der Zapfenfäden bezeichnet habe.

[1]) Auch bei Petromyzon habe ich sie neuerlich gefunden.

mir doch die platte, fast faserig verlängerte Gestalt vieler Zellen, der Mangel eines granulösen Inhalts in nicht erhärtetem Zustand und der Mangel anatomischer Anhaltspunkte für einen Zusammenhang mit nervösen Elementen vorläufig ziemlich entschieden dagegen zu sprechen. Chemische Reactionen haben mir nichts ganz Entscheidendes geliefert, und ich will nur erwähnen, dass nach 1—2tägiger Maceration in Wasser die Zellen sehr blass, aber noch deutlich zu isoliren waren. Durch längeres Kochen dagegen konnten die Zellen wenigstens nicht deutlich gemacht werden, und an Schnitten gekochter Präparate, an welchen die Schichten im Allgemeinen, namentlich auch Ganglienzellen und Zapfen noch ganz gut zu erkennen waren, konnte ich bloss die Kerne der Zellen in der Zwischenkörnerschicht unterscheiden. Auch diess spricht nicht für gangliöse Natur.

c) Die innere Körnerschicht besteht zum grössten Theil aus Zellchen, welche von denen der äussern Körnerschicht durch eine etwas bedeutendere Grösse verschieden sind, so dass man den Kern leichter von der Zellenwand unterscheiden kann. Ausserdem sind sie nicht so in senkrechter Richtung verlängert, sondern mehr von rundlich-polygonaler Form und scheinen zum Theil mit mehreren Fortsätzen versehen. Namentlich die am weitesten nach innen, gegen die folgende Schicht, gelegenen schienen mir den grösseren Zellen ähnlicher zu sein, wie sie in der gewöhnlich als solche bezeichneten Ganglienkugelschicht liegen. Nebst diesen Zellchen finden sich senkrecht gestellte spindelförmige Körper vor, welche mit den Radialfasern zusammenhängen und nachher bei diesen beschrieben werden. Die Dicke der Schicht ist etwa 0,04.

3. Die granulöse Schicht.

Zwischen Körnern und Ganglienkugeln liegt constant eine Schicht, welche der feinkörnigen Masse, wie sie in den Centralorganen vorkommt, besonders in der Rinde des Gehirns bei höheren Thieren, sehr ähnlich ist. Sie erscheint frisch sehr blass granulirt, an erhärteten Präparaten wird die Granulation dunkler. In diese granulöse Masse sind zweierlei faserige Theile eingebettet, die Fortsätze der grösseren Ganglienzellen und die Radialfasern, welche beide die Schicht in vorwiegend senkrechter Anordnung durchlaufen. Ausserdem sieht man hie und da einen Kern oder eine Zelle, aber ziemlich unbestimmter Art, und vielleicht gehören sie immer eigentlich den benachbarten Schichten an. Jedenfalls sieht man in sehr vielen Präparaten nichts davon. Eine horizontale Streifung, welche nur hie und da vorkam, kann ich nicht auf bestimmte Elemente zurückführen. Die Schicht ist bei verschiedenen Fischen von wechselnder, manchmal bedeutender Mächtigkeit, bis gegen 0,1 Mm.

4. Schicht der Ganglienkugeln oder Nervenzellen.

Die Zellen dieser Schicht sind wegen ihrer unverkennbaren Aehnlichkeit mit anderen gangliösen Zellen seit längerer Zeit als solche bekannt. Sie enthalten einen meist grossen, bläschenförmigen, mit Kernkörperchen versehenen Kern, und ausserdem einen Zelleninhalt, der ganz frisch fast homogen, später deutlich granulirt ist. An Grösse und noch mehr an Gestalt sind die Zellen sehr verschieden. Manche sind rundlich-polygonal oder in mehrere Spitzen ausgezogen, andere keulenförmig, wieder andere spindelförmig (s. Fig. 8). Besonders bemerkenswerth sind Fortsätze, welche man am leichtesten sieht, wenn man die Zellen von Netzhäuten durch Zerreissen isolirt, welche mit verdünnten Lösungen von erhärtenden Substanzen behandelt wurden. Diese Fortsätze kommen zu 2—4, auch wohl mehr, an einer Zelle vor, und an manchen derselben findet man, wie ich bereits in meiner ersten Mittheilung angegeben habe, alle Charaktere, durch welche Nervenfasern überhaupt hier in der Retina nachgewiesen werden können, wo die Verfolgung in eine dunkelrandige Opticusfaser kaum zu fordern ist. Die Fortsätze sind nämlich zum Theil von bedeutender Länge, unzweifelhaft varicös und überhaupt ganz von dem Ansehen, wie die Opticusfasern derselben Retina. Dazu verlieren sie sich in die Nervenfaserschicht, und wenn man letztere von der Innenfläche der Retina mit der Pincette abzieht, folgt leicht ein Theil der Zellen mit. Man darf also nicht wohl zweifeln, dass die Zellen durch die genannten Fortsätze mit den Opticusfasern in Verbindung stehen. Andere Fortsätze dagegen sind nach aussen gerichtet und dringen in die granulöse Schicht ein. Man bemerkt auch nicht selten an den Fortsätzen derselben Zelle gewisse Unterschiede, indem manche varicös sind, andere nicht; manche auf eine längere Strecke einfach, andere ramificirt.

Die Zellen liegen im Hintergrund des Auges dichter und zahlreicher als gegen die Peripherie, eine Stelle jedoch, wo sie in vielfachen Reihen hinter einander lägen, wie ich diess in der Gegend des gelben Fleckes beim Menschen gefunden habe, ist mir bei Fischen bis jetzt nicht bekannt.

5. Schicht der Sehnerven-Fasern.

Die Ausstrahlung der Sehnerven geschieht von der Eintrittstelle aus in radialer Richtung, wobei, wie schon *Hannover* bemerkt hat, die Fasern auch längs der Retinaspalte parallel verlaufen. Man erkennt auf senkrechten Schnitten leicht, dass die Schicht im Hintergrund des Auges dicker ist als gegen die Peripherie, und zwar in einem solchen

Grade, dass man eine Abnahme der Nervenmasse nach vorn zu annehmen muss, was ohne Zweifel mit dem oben erwähnten Uebergang der Fasern in Zellen in ursächlichem Zusammenhang steht. Die Fasern sind fast durchgehends blass, zum grössten Theile fein und viele von der äussersten Feinheit, so dass sie eben noch wahrnehmbar sind. Es kommen aber auch überall bedeutend breitere vor, manchmal bis zu 0,005 Mm. (z. B. bei Haien). Fast durchaus sind die Fasern, trotz ihrer Blässe, zu Varicosität in hohem Grade geneigt, und wenn schon diess im Zusammenhalt mit anderen blassen, nicht varicösen Nerven, wie im elektrischen Organ der Rochen, anzuzeigen scheint, dass hier ein zäher Inhalt in einer zarten Scheide vorhanden sei, so lässt das Ansehen mancher unter den breiteren auch hie und da dunkleren Fasern kaum einen Zweifel, dass eine Art von Mark, nur weniger lichtbrechend (fettarmer?) darin ist. An Chromsäurepräparaten habe ich auch einige Mal bemerkt, dass an solchen stärkeren Fasern sich von einem mittlern Faden (Axencylinder) eine peripherische Substanz stellenweise losbröckelte. Ein Theil der Fasern innerhalb des Bulbus lässt also noch eine Structur, wie sie sonst vorkommt, erkennen, die grosse Masse der Fasern aber, und namentlich die ganz feinen, erscheinen trotz ihrer Varicosität bei den gewöhnlichen Hülfsmitteln ganz einfach. Ob man sie darum bloss als nackte, varicöse Achsencylinder betrachten soll oder annehmen, dass die Feinheit und geringe Ausbildung der übrigen Bestandtheile nur ihre Unterscheidung verhindere, soll hier nicht erörtert werden [1].

[1] *Vintschgau* (a. a. O. S. 961 u. 967) gibt an, dass in die Opticusfasern bei Vögeln und Fischen, nicht aber bei Säugethieren und Amphibien Erweiterungen von 0,0051—0,0068 Mm. Breite eingeschoben seien, welche er für analog den Kernen hält, wie sie in anderen Nervenendigungen vorkommen. Obschon diess mit der Angabe von *Leydig* (Rochen und Haie, S. 24), dass innen an der Sehnervenausbreitung eine Lage kleiner (0,0033''') bipolarer Ganglienkugeln vorkomme, allenfalls zu vereinigen wäre, so kann ich den Verdacht nicht unterdrücken, dass jene Anschwellungen doch bloss Varicositäten gewesen sein möchten. Gerade, dass *Vintschgau* keine Kerne darin fand, ist bedenklich, denn jedenfalls setzen sich nicht, wie *Vintschgau* anzunehmen scheint, die Kerne durch Verlängerung in die Nervenfasern fort, und in Anschwellungen, welche Zellen analog sind, wie an den embryonalen Nervenendigungen erkennt man mehr oder weniger noch die Kerne. Dass moleculärer Inhalt darin ist, beweist nichts gegen Varicositäten, wenigstens an Chromsäurepräparaten, und die regelmässige längliche Form, welche *Vintschgau* anführt, kommt allerdings weniger allgemein an Varicositäten von Nerven aus den Centralorganen vor, an welche *Vintschgau* gedacht haben mag, wohl aber an ganz unzweifelhaften Varicositäten der Sehnervenfasern bei allen Wirbelthierclassen. Namentlich bei den Fischen kommen sie in sehr verschiedenen Grössen vor, deren Uebergänge von den kleinsten Knötchen an eben zeigen, dass man es nicht mit

6. Die Begrenzungshaut (Membrana limitans).

Dieselbe stellt ein feines, glashelles Häutchen dar, welches auf Schnitten sich wie eine Linie ausnimmt.

Es sind nun noch die von mir entdeckten Radialfasern zu betrachten, welche nicht auf eine einzige der beschriebenen Schichten beschränkt sind. An frischen Präparaten sieht man einwärts von der Körnerschicht nur mit Mühe eine blasse senkrechte Streifung, an erhärteten Präparaten aber erkennt man auf senkrechten Schnitten, namentlich in der granulösen Schicht, leicht jene Fasern, welche man durch Zerreissen isoliren kann. In jener Schicht stellen sie sich als einfache, ziemlich gerade, mehr oder weniger senkrecht gestellte, 0,0005—0,002 Mm. breite Fasern dar, welche hie und da etwas uneben sind, zum Theil dadurch, dass die körnige Umgebung an ihnen haftet. Besonders wichtig, aber auch schwierig ist die Ausmittelung des äussern und innern Endes dieser Fasern. In der ersten Richtung ist constant, dass sie gegen die innere Körnerschicht hin in eine Anschwellung übergehen, welche ganz oder grösstentheils der letztern angehört. Dieselbe ist gewöhnlich spindelförmig und enthält einen Kern, welcher manchmal undeutlich, gewöhnlich aber sehr kenntlich und bisweilen schön bläschenförmig und mit einem Kernkörperchen versehen ist. An Chromsäurepräparaten sieht man an diesen kernhaltigen Anschwellungen öfters seitlich in Spitzen ausgegangene Zacken, welche mit den benachbarten in Berührung treten. Ob eine wirkliche Verbindung vorkommt, kann ich nicht bestimmt angeben. Weiterhin steht die Faser mit den Elementen der Körnerschicht in Verbindung, und zwar sieht man ihre Fortsetzung durch das Zellennetz der Zwischenkörnerschicht bis zur äussern Körnerschicht gehen. Es hat dabei gewöhnlich den Anschein, als ob die Faser allmälich in ein Bündelchen von feineren Fäserchen zerfiele, welche sich zwischen den Körnern allmälich verlieren. Die letzteren sammt zugehörigen Stäbchen und Zapfen haften dabei so an der Radialfaser, dass man durch Zerreissen öfters solche isolirt, an denen nach aussen eine Anzahl von jenen festsitzt, wie ich

Kernen oder Zellen zu thun hat. Bei einem Hai z. B. habe ich an ziemlich feinen Nerven Anschwellungen von 0,01 Mm. Länge und 0,006 Mm. Breite und noch grössere gesehen, welche ich schliesslich nur für Varicositäten halten zu dürfen glaubte, wiewohl ich sie anfänglich auch für eingeschobene Zellchen genommen hatte. Diese Varicositäten sind an Chromsäurepräparaten manchmal von einer eigenthümlichen Beschaffenheit, indem man einen schmalen Streifen der Länge nach über dieselben hingehen sieht. Anfänglich glaubte ich denselben für einen Axencylinder halten zu dürfen, später aber schien mir eher eine ungleichmässige Ausdehnung der Nervenfasern die Ursache zu sein.

bereits in der ersten Notiz angegeben habe. Dabei ist jedoch leicht ersichtlich, dass keineswegs einzelne Stäbchen oder Zapfen zu je einer Radialfaser gehören, indem die Zahl der letzteren, welche häufig gar nicht dicht gedrängt stehen, um vielmal kleiner ist, als die Zahl von jenen. Auch die Zahl der Zapfen allein ist wohl noch zu gross, um auf jeden eine innere Radialfaser zu rechnen [1]).

Wenn man das innere Ende der Fasern aufsucht, stösst man bei Fischen auf verschiedene Bilder, welche schwer in Einklang zu setzen sind. Manchmal wurden die Fasern gegen die Zellenschicht hin, besonders aber, nachdem sie durch letztere in die Nervenschicht gedrungen waren, welche im Hintergrund des Auges eine ziemliche Stärke hatte, bedeutend breiter (0,006—0,012 Mm.), bandartig, und gingen so zwischen den Nerven weiter einwärts. An vielen folgte dann wieder eine dünne rundliche Partie, und diese war häufig winkelig umgebogen, ehe sie abgerissen endete oder sich zwischen die Nervenfasern verlor. Es hatte somit ganz den Anschein, als ob die Radialfasern schliesslich in Nervenfasern umbögen, es gelang mir aber nicht, mich hiervon zu überzeugen. In anderen Präparaten, namentlich von den mehr peripherischen Partien der Retina sah ich die Radialfasern, indem sie zwischen den dort sparsamen Nerven hindurchtraten, anschwellen und in ein im Profil dreieckiges, also in Wirklichkeit mehr oder weniger konisches Körperchen übergehen, welches mit seiner breiten Basis an die Begrenzungshaut stiess. Dieses dreieckige Körperchen war bald glatt und geradlinig begrenzt, bald mehr ausgebogt und streifig. Statt in diese scharf begrenzten Enden gingen aber manche Radialfasern, welche durch Zerreissen der Retina isolirt waren, in unebenere, körnige Körperchen über, welche an dem innern Ende abgerissen schienen und bisweilen ganz das Ansehen einer Zelle hatten. Doch kann ich, obschon ich auch mitunter einen Kern darin zu bemerken glaubte, nicht die Ueberzeugung aussprechen, dass ich es hier mit unzweifelhaften Zellen zu thun hatte. Den anscheinenden Uebergang einer Radialfaser in eine Nervenzelle zeigt (Fig. 5 *d*) [2]).

[1]) *Vintschgau* lässt in der Abbildung bei Fischen, wie bei anderen Thieren, je ein Element der Stäbchenschicht in eine Radialfaser übergehen; aber so plausibel diess ist, so sind die Verhältnisse in der That sicherlich nicht so einfach.

[2]) *Vintschgau* (a. a. O. S. 967) hat das Verhalten der inneren Enden der Radialfasern ebenfalls nicht überall gleich gefunden, äussert sich aber in Betreff des Uebergangs in Zellen, und zwar die Ganglienkugeln, ganz bestimmt, wie ich es weder in meiner ersten Notiz, noch auch oben thun zu dürfen glaubte. Er gibt an, dass manchmal die breiter gewordene Faser so unmittelbar in eine Nervenzelle übergeht, dass beide Eins sind. Oder die Faser wird, ehe sie sich mit der Zelle verbindet, wieder dünn.

Ueber die Gefässe will ich schliesslich bemerken, dass mir nie unzweifelhafte Gefässe im Innern der Retina (wie bei Säugethieren) vorgekommen sind, dass aber wohl ein schönes Netz mit Terminalgefäss in einer structurlosen Haut vorkommt, welche sich von der Innenfläche der Retina völlig ablösen lässt, wodurch man ein recht elegantes Object erhält. So viel ich ohne specielle Untersuchungen schliessen kann, dürfte dieses Gefässnetz eher den embryonalen Gefässen der Hyaloidea als den Centralgefässen der Retina bei Menschen und Säugethieren entsprechen.

Bei Fischen aus Gruppen, welche den hier zufällig als Repräsentanten stehenden Perkoiden im Allgemeinen ferner stehen, kommen, so viel bis jetzt bekannt ist, auch erhebliche Modificationen im Bau der Netzhaut vor. Von Plagiostomen habe ich vor längerer Zeit (s. meine erste Notiz) einige Augen untersucht, und namentlich bei einem grössern Hai Folgendes gefunden: Auf die Choriocapillarschicht nach innen folgt zunächst eine Schicht polygonaler Zellen, welche, wie die von Albino's oder an den Tapeten der Säugethiere, kein Pigment enthalten. Die Stäbchenschicht fand ich in einem gut conservirten Auge aus zwei Abtheilungen gebildet, indem jedes Stäbchen eine äussere stärker lichtbrechende Partie von 0,05 Länge auf 0,0025 Dicke und einen innern blassern Theil von 0,024 Mm. Länge unterscheiden liess. An der Uebergangsstelle dieser beiden Theile brachen die Stäbchen leicht ab, und an dem untersuchten Auge wenigstens waren die inneren Partien von etwas weniger gleichmässiger Dicke als die äusseren. Ein zweites, dazwischengeschobenes Element (Zapfen) habe ich nicht bemerkt und namentlich bei Betrachtung der Stäbchenschicht

Manchmal theilt sich eine Faser und geht in zwei Zellen über. Ausserdem verlängern sich die Radialfasern nicht in die Zellen und Nervenschicht. Das Letztere muss ich entschieden in Abrede stellen; ich besitze noch Präparate der oben zuerst beschriebenen Fasernform, welche aufs Deutlichste zeigen, dass die Fasern zwischen den Zellen hindurchtreten und sich verbreitert weit zwischen die Nervenschicht erstrecken. Auch dass zwei Ganglienkugeln in eine Radialfaser übergehen, ist nicht eben wahrscheinlich. Bilder, welche die von *Vintschgau* gegebene Deutung zulassen, habe ich wiederholt gesehen, ich glaubte sogar an einer zu einem zellenähnlichen Kolben angeschwollenen Radialfaser die unter einem Winkel abgehende Opticusfaser zu erkennen; aber ich habe mich auch vielfach überzeugt, wie leicht man hier Täuschungen unterliegt. Uebrigens verweise ich rücksichtlich des Zusammenhangs der Radialfasern mit den übrigen Elementen, namentlich den Zellen auf das bei der menschlichen Retina hierüber Gesagte, und will nur noch erinnern, dass auch bei den Fischen das ganze Ansehen der unzweifelhaften Ganglienzellenfortsätze ein anderes ist, als der Radialfasern, beide also schon darum nicht wohl als ohne Weiteres identisch angenommen werden dürfen.

von der Fläche nur die dichtstehenden Durchschnitte der Stäbchen gesehen, nicht aber Figuren, wie sie sonst durch die Anwesenheit von Zapfen erzeugt werden. Da jedoch meine Untersuchungen aus älterer Zeit datiren und nicht sehr ausgedehnt waren, so will ich sie nicht als ganz entscheidend ansehen, wiewohl auch *Leydig* den Mangel der Zapfen bestätigt [1]). Nach innen von der Stäbchenschicht folgte zunächst eine Schicht ovaler Körperchen, welche senkrecht gestellt in einigen Reihen über einander lagen und mit den Stäbchen theils direct, theils durch feine Fädchen zusammenhingen, sich also den äusseren Körnern bei Menschen und Säugethieren analog verhielten. Hierauf kam eine Schicht, welche neben grossen körnigen Zellen senkrecht faserige Theile mit Anschwellungen enthielt, dann rundliche Körperchen, also wohl Zwischenkörner- und innere Körner-Schicht nebst Radialfasern. Auf eine moleculäre Schicht folgten dann Zellen und Nervenfasern. In der allgemeinen Anordnung glaube ich mich auch damals nicht geirrt zu haben, und es ist sicherlich eine von den Verwechselungen der innen und aussen gelegenen Theile, an denen die Geschichte der Retina so reich ist, wenn *Leydig* (Rochen und Haie, S. 24) auf die Stäbchenschicht gleich die Nervenschicht und dann erst eine Lage von kleineren Zellen folgen lässt [2]). Beim Stör beschrieb *Bowman* (On the Eye, S. 89) ähnliche Kügelchen in der Stäbchenschicht, wie bei den Vögeln, gross, aber farblos. *Leydig* (Amphibien und Fische, S. 9) bestätigt diess, indem er sagt: Das hintere Ende von jedem Stäbchen hängt zusammen mit einer kleinen feinkörnigen Zelle, die sich in einen feinen Fortsatz verlängert und immer einen farblosen Fetttropfen einschliesst. Es scheint hier eine ausnahmsweise und sehr merkwürdige Annäherung an den Typus der Vögel und mancher Amphibien gegeben zu sein. Wenn ich eine Vermuthung äussern darf, so möchte entweder der Körper mit dem Tropfen dem analog sein, was ich bei Vögeln als Zapfen bezeichne, oder, wenn er ein ächtes Stäbchen ist, die Spitze

[1]) *Vintschgau* (a. a. O. S. 964) gibt zwar an, dass bei den Rochen die Stäbchen sehr lang, die Zapfen kurz seien, allein aus seiner oben erwähnten Ansicht über die Stäbchenschicht der Fische und seiner Vergleichung mit der Retina der Frösche geht hervor, dass er hier als Zapfen bezeichnet, was ich oben als innere Partie des Stäbchens, in meiner ersten Notiz mit dem Ausdruck «Cylinder» bezeichnet habe, also nicht ein zweites, neben den Stäbchen vorkommendes Element.

[2]) *Vintschgau* (a. a. O. S. 967) lässt beim Rochen Zellen und Nerven eine einzige gemischte Schicht bilden. Ohne darauf Gewicht legen zu wollen, dass mir diess bei einer frühern Untersuchung eines Rochen-Auges nicht auffiel, scheint es mir etwas bedenklich, dass *Vintschgau* sagt, dass diese Zellen weder Kern noch Kernkörperchen besitzen und nicht selten die Nervenfasern von zwei, drei und mehr Nervenzellen unterbrochen seien.

einwärts gekehrt sein. Es wäre indess das erste mir bekannte Beispiel, dass ein genuines Stäbchen mit einem solchen Tropfen versehen wäre. Ausserdem sind meines Wissens höchstens schwache Andeutungen von solchen beobachtet [1]).

Retina des Frosches.

1. Stäbchenschicht.

Sie besteht, wie bei den meisten Fischen, aus den eigentlichen Stäbchen und den Zapfen, zwischen welche Elemente sich dann noch Pigment von den Zellen an der Innenfläche der Chorioidea hinein erstreckt.

Die **Stäbchen** sind beim Frosch, wie bei anderen Batrachiern, durch ihre Grösse ausgezeichnet, indem sie auf 0,04 — 0,06 Mm., auch wohl mehr, Länge eine Dicke von 0,006 — 0,007 besitzen. Das eine Ende ist zugerundet, das andere geht in einen Anhang über, welcher das Licht weniger bricht, und daher blasser erscheint. An ganz frischen Stäbchen geschieht der Uebergang allmälich, später zeigt sich eine Querlinie als scharfe Grenze, wie die an den Stäbchen und Zapfen der Fische. Auch hier bleibt häufig eine kleine Partie der stärker Licht brechenden Substanz jenseits des Querstrichs, und könnte später allenfalls für einen Zellenkern oder ein Oeltröpfchen in dem blassern Anhang gehalten werden, doch glaube ich nicht, dass sie dem Einen oder dem Andern analog ist. Manchmal bildet sich an dieser Stelle auch eine kleine Anschwellung äusserlich am Stäbchen. Der blassere Anhang zeigt sich an isolirten Stäbchen öfters in Form einer fein auslaufenden Spitze, wie sie *Hannover* als constant beschrieben hat. Es ist dann aber das Stäbchen verstümmelt, denn jeder Anhang steht mit einem rundlichen Körperchen in Verbindung, welches einen Kern und zwar mitunter einen recht schön bläschenförmigen und mit Kernkörperchen versehenen enthält. Die nach einwärts gerichtete Partie des Körperchens ist oft an erhärteten Präparaten durch den Druck der benachbarten Elemente abgeflacht. Die äussere Contur, welche man dicht um den Kern, aber doch oft vollkommen deutlich verfolgen kann, geht schliesslich in ein Fädchen oder Spitzchen über, welches einwärts gegen die inneren Schichten gerichtet ist. Die Dicke des genannten Anhangs wechselt, indem einige kaum schmaler erscheinen als die Stäbchen selbst, in der Regel aber wird derselbe allmählich dünner, bis er an dem Kern wieder anschwillt, wobei die Begrenzungslinien häufig etwas

[1]) Bei einer neuerlichen Untersuchung der Retina von Petromyzon fand ich gar keine Stäbchen, sondern bloss Zapfen ziemlich von der sonst gewöhnlichen Form, mit Spitze und lancettförmigem Zapfenkern, alle einfach.

concav sind. In manchen Fällen sieht man die kernhaltige Partie nur mehr durch einen dünnen Faden mit dem Stäbchen in Verbindung, aber es scheint, als ob diess nicht mehr das natürliche Verhalten, sondern durch Dehnung erzeugt wäre.

In Betreff der Lage dieser Stäbchen-Anhänge ist sicher, dass dieselben sich an der innern Seite befinden, und die kernhaltige Anschwellung gehört bereits der Körnerschicht an. Der Grenzlinie zwischen dieser und der Stäbchenschicht, welche man an senkrechten Schnitten sieht, correspondirt an den einzelnen Elementen die Stelle, wo der Anhang des Stäbchens in die kernhaltige Anschwellung (Stäbchenkorn) übergeht. Wenn *Hannover* in der Voraussetzung, dass die Spitze der Stäbchen nach aussen gekehrt sei, die sechsseitigen Pyramiden ausführlich beschreibt, wie man sie von der Fläche sieht, so muss ich das, was sich so auch an ganz frischen Präparaten zeigt, lediglich für den mittlern Lichtreflex halten, welchen die Masse des aufrechtstehenden Stäbchens erzeugt. Auch das kleine glänzende Kügelchen mit violettem Schein, welches *Hannover* am äussern Ende der Stäbchen beschreibt, habe ich nicht gefunden, und kann nur vermuthen, dass er die Kügelchen in den Zapfen gesehen und an einen unrechten Ort verlegt hat. Die gelben Kügelchen, welche sich ausserdem auf den Flächen der sechsseitigen Pyramide und, häufiger, in den Pigmentzellen finden sollen, gehören sicherlich letzteren allein an und correspondiren weder den Pigmentscheiden bei den Fischen, noch den Oeltröpfchen bei den Vögeln, wie *Hannover* glaubt, sondern liegen einfach in den polygonalen Zellen, wo auch bei anderen Thieren, z. B. Kaninchen, ähnliche Tropfen vorkommen.

Die Substanz der Stäbchen sieht man, wie ich in meiner ersten Notiz bereits bemerkt habe, öfters röthlich, wenn sie eine gewisse Dicke hat, also wenn ein Stäbchen aufrecht steht oder viele über einander liegen. Diese Färbung ist nicht überall gleich, bald stärker, bald schwächer, manchmal unmerklich, und obschon sie auch in ganz frischen Augen vorkommt, möchte sie vielleicht von einer Imbibition mit Blutfarbstoff abhängen. Auch die Färbungen, welche an den Zapfen der Vögel vorkommen, breiten sich durch Imbibition auf die Umgebungen aus.

Die Stäbchen der Frösche sind durch ihre Grösse noch mehr geeignet als die der Fische, die Veränderungen durch Wasser und Reagentien zu studiren. Ein eigenthümliches Ansehen boten in einzelnen gehärteten Präparaten fast alle Stäbchen. Es ging nämlich durch die Längenaxe derselben ein Streifen, welcher etwa ein Drittheil der ganzen Dicke einnahm und durch eine dunklere, unregelmässig krümelige Masse gebildet war, wie wenn dort eine Art von Gerinnung oder Zersetzung stattgefunden hätte, während die periphe-

rische Substanz noch ziemlich gleichförmig und durchscheinend war. Der dunklere Streifen war öfters durch helle Lücken unterbrochen und erstreckte sich nicht in den blassern Anhang des Stäbchens. Nach dem letzten Stäbchen in der Fig. 52 *b* seiner Rech. microsc. zu urtheilen, scheint *Hannover* beim Hecht etwas ganz ähnliches beobachtet zu haben. Dafür jedoch, dass diese Verschiedenheit der mittlern und der peripherischen Substanz bei den Stäbchen durch eine präexistente Eigenthümlichkeit derselben bedingt sei, habe ich durchaus keine Anhaltspunkte.

Die Zapfen, welche von *Hannover* und Anderen ganz übersehen waren, hat *Bowman* bereits erwähnt [1]). Sie sind relativ gegen die Stäbchen sehr klein und zeigen sich frisch meist als ein konisches Körperchen von 0,02 — 0,028 Mm. Länge auf 0,005 grösste Breite, dessen dickes inneres Ende abgerundet ist, während das andere äussere in eine ziemlich feine Spitze ausläuft. Diese ist nicht in ganz frischem Zustand, aber sehr bald durch eine Querlinie, wie bei den Fischen, getrennt, und an erhärteten Präparaten bricht der Zapfen hier auch leicht entzwei. Die längliche und schmale Form der Zapfen (s. Fig. 4 *a*), welche man öfters sieht, ist als die ursprüngliche anzusehen, denn man sieht sie manchmal erst später zu der dickern und kürzern Form (Fig. 4 *b*) quellen. In einigen wenigen Fällen sah ich an Chromsäurepräparaten ausnahmsweise eine feine Fortsetzung der Spitze, sie war durch eine helle Linie anscheinend getrennt, aber Bewegung des Präparats wies den Zusammenhang aus (Fig. 4 *c*). Es ist diess in sofern von Interesse, als bei Fischen und beim Menschen etwas Aehnliches hie und da vorkommt, und man dort geneigt sein könnte, die längeren Spitzen geradezu für Stäbchen zu erklären, hier beim Frosch aber durch die grosse Feinheit der Fortsetzung gegenüber der Dicke der Stäbchen und durch die Kürze derselben (sie erreicht höchstens die Länge der Spitze selbst) ganz unzweifelhaft ist, dass a u c h s o l c h e l ä n g e r e Z a p f e n s p i t z e n d a r u m d o c h k e i n e w a h r e n S t ä b c h e n s i n d. In dem dickern Theil des Zapfens, gerade innerhalb der Querlinie liegt ein blassgelbes Kügelchen, welches nicht überall gleich gross ist, aber viel dazu beiträgt, die kleineren Zapfen kenntlich zu machen. In Chromsäurepräparaten erscheint dasselbe gewöhnlich heller als die gelb gefärbte Umgebung, und auch sonst ist die Färbung des Kügelchens manchmal so wenig ausgeprägt, dass man dasselbe mit *Bowman*

[1]) Eine ganz deutliche Beschreibung, wohl die erste, dieser Zapfen findet sich schon bei *Lersch*, De retinae structura. Diss. Berlin 1840. Derselbe hat auch die Verbindung mit dem Zapfenkern gesehen, so wie den innern Theil der Stäbchen, welchen er als Papille bezeichnet. Allein er glaubte, dass alle genannten Theile in folgender Ordnung an einander sitzen: Stäbchen, Anhang (Papille) mit einem Faden, Kern, Zapfenkörper, Zapfenspitze.

farblos nennen kann. Wie erwähnt, hat *Hannover* wahrscheinlich diese Kügelchen gemeint, wo er solche mit violettem Schein am äussern Ende der Stäbchen beschreibt.

Das innere, stumpfe Ende der Zapfen verhält sich ganz ähnlich wie bei den meisten Fischen. An ganz frischen oder gut conservirten Präparaten nämlich endigt der dickere Theil des Zapfens nicht abgerundet, sondern geht allmälich in einen Fortsatz über, der blasser und meist etwas schmaler ist. Durch diesen Fortsatz steht der Zapfen mit einem Körperchen in Verbindung, welches in der Körnerschicht liegt (Zapfenkorn) und mit den oben beschriebenen Stäbchenkörnern die grösste Aehnlichkeit hat. Die Lage der Zapfen relativ zu den übrigen Elementen ist nämlich die, dass sie die Zwischenräume zwischen den Anhängen der Stäbchen einnehmen. Dabei ragt ihre Spitze nach aussen zwischen die Anfänge der Stäbchen, die später abgerundete Partie liegt noch etwas von der Grenzlinie der Körnerschicht nach aussen, und der blassere Fortsatz stellt die Verbindung mit letzterer her. Zwillinge habe ich unter den Zapfen nicht bemerkt. Das Mengenverhältniss zwischen Stäbchen und Zapfen ist schwer genau anzugeben, indess sind letztere ebenfalls sehr zahlreich, denn wenn man an einem frischen Präparat die Stäbchen entfernt, so sieht man manchmal die ganze Aussenfläche der Netzhaut mit Zapfen bedeckt [1]).

Zwischen die Elemente der Stäbchenschicht reicht nun das Pigment von den Chorioidealzellen herein. Diese sind von der Fläche poly-

[1]) *Vintschgau* (a. a. O. S. 962) hat Recht, wenn er sagt, dass der von mir in meiner ersten Notiz für den Anhang der Stäbchen gebrauchte Ausdruck «Cylinder» nicht ganz exact sei, da, wie ich selbst angegeben hatte, derselbe nicht überall von gleicher Dicke ist. Dagegen legt er mir etwas zur Last, was vielmehr ihm selbst begegnet ist, wenn er sagt, dass ich jene Anhänge mit den Zapfen zusammengeworfen habe. Ich habe gleich anfangs deutlich genug die Zapfen als zwischen jenen Stäbchenanhängen gelegen und nach aussen mit einer Spitze versehen bezeichnet (Zeitschr. f. w. Zool., 1851, S. 236). *Vintschgau* aber lässt beim Frosch und bei Amphibien überhaupt, wie oben bei den Fischen, an dem Stäbchen nach innen den Zapfen und dann den Anhang sitzen, und wundert sich über meine Angabe, dass auf den Zapfen beim Frosch keine gewöhnlichen Stäbchen sitzen. Zu dieser Annahme, dass bei Amphibien überhaupt nur einerlei Elemente, mit verschiedenen Abschnitten, hinter einander, nicht aber auch zweierlei Elemente neben einander vorkommen, ist *Vintschgau* wohl theilweise durch die Voraussetzung einer völligen Analogie der übrigen Amphibien mit den Schildkröten veranlasst worden. Aber bei letzteren sind offenbar die Verhältnisse der Stäbchenschicht etwas andere, dem Typus der Vögel sich nähernde, wenn auch nicht ganz in der von *Vintschgau* beschriebenen Weise. Unter den beschuppten Amphibien dagegen besitzen wenigstens manche keine Stäbchen, sondern bloss Zapfen.

gonal; im Profil sowohl einzelner Zellen als ganzer Netzhautschnitte, an denen das Pigment noch haftet, sieht man, dass die Zellen aussen, gegen die Chorioidea zu, einen starken, hellen Saum von etwa 0,005 Mm. haben, und sehr häufig bemerkt man dort den Zellenkern. Ein oder einige hochgelbe Fettkügelchen von verschiedener Grösse, welche auch zusammenfliessen können, liegen gewöhnlich da, wo die Pigmentmoleclüle anfangen dichter zu werden. Diese füllen besonders den nach der Retina hin gewendeten Theil der Zellen an und indem sich die Stäbchen mit ihren äusseren Enden in und zwischen die inneren Partien der Pigmentzellen einsenken, erstreckt sich das Pigment zwischen jene hinein, wird aber alsbald sparsamer als bei den Fischen, so dass man die Stäbchen mehr durchsieht, und liegt dann erst wieder manchmal etwas dichter in der Höhe der Zapfenspitzen. Ueber diese einwärts erstreckt sich dasselbe nie und vielleicht nicht immer so weit. Wenigstens sieht man die Stäbchenschicht nicht selten ziemlich weit von innen her pigmentlos, wobei dann aber wieder zu berücksichtigen ist, wie leicht sich die Stäbchen aus dem Pigment herausziehen.

2. Körnerschicht.

Dieselbe ist weniger exquisit als bei den Fischen in drei Unterabtheilungen zerfällt, doch lassen sich dieselben immerhin nachweisen.

a) Die äussere Körnerschicht wird von den bereits erwähnten kernhaltigen Körperchen gebildet, welche innen an den Stäbchen und Zapfen sitzen. Dieselben bilden, in der Regel wenigstens, bloss zwei dicht gedrängte Reihen, und zwar scheinen die Stäbchenkörner vorzugsweise der äussern, die Zapfenkörner der innern Reihe anzugehören. Von der entsprechenden Schicht bei den Fischen ist dieselbe hier ausser der absolut und relativ geringern Mächtigkeit dadurch ausgezeichnet, dass die je mit Zapfen oder Stäbchen in Verbindung stehenden Elemente nicht so bedeutende Verschiedenheiten zeigen, als es dort der Fall ist. Manchmal erscheinen die äusseren Körner in senkrechter Richtung etwas verlängert, wodurch eine grössere Achnlichkeit mit denen der Vögel entsteht.

b) Die Zwischenkörnerschicht zeigt sich auf senkrechten Schnitten als ein schmaler Streifen zwischen innerer und äusserer Körnerschicht, welcher vor dieser zunächst durch ein körniges Ansehen und den Mangel sehr exquisiter Elemente auffällt. Oefters glaubte ich darin kleine zellige Elemente, von denen der benachbarten Abtheilungen etwas verschieden und denen, welche bei den Vögeln in der entsprechenden Schicht vorkommen, ähnlicher, zu unterscheiden. Von so charakteristischen Zellen, wie bei den Fischen, ist jedoch nichts zu sehen. Dagegen stehen vermittelst dieser Zwischenschicht die innere

und äussere Körnerschicht so in Verbindung, dass durch Zerreissen leicht schmale senkrechte Streifen sich isoliren, welche nur eine gewisse Anzahl der Elemente beider Schichten enthalten und nach innen an je einer der Radialfasern fest haften.

Die innere Körnerschicht zeigt, wie die nun nach innen folgenden Schichten in ihrem Bau eine grössere Uebereinstimmung mit den entsprechenden Theilen bei den Fischen, als diess in den äusseren Partien der Netzhaut der Fall war. Dieselbe besteht nämlich auch beim Frosch aus rundlich-polygonalen Zellchen, welche meist um etwas grösser sind als die sogenannten äusseren Körner (0,008 — 0,015 Mm.), so dass man die Kerne häufig sehr wohl von den umgebenden Zellen unterscheiden kann. Die letzteren sieht man, wenn sie isolirt sind, häufig in fadige Fortsätze auslaufen. Diese Zellen liegen ziemlich dicht gedrängt in mehrfachen Reihen (4 — 8) hinter einander und sind im Hintergrund des Auges bedeutend zahlreicher als gegen die Peripherie. Dazwischen liegt dann auch hier das zweite Element, die Anschwellungen der aus den inneren Schichten herkommenden Radialfasern, welche von jenen Zellen leicht zu unterscheiden sind.

3. Die granulöse Schicht.

Sie ist ganz ähnlich wie bei den Fischen beschaffen, und wird von den Radialfasern wie von den Fortsätzen der Ganglienkugeln durchsetzt. Kerne und Zellen habe ich beim Frosch so wenig in ihrem Innern gefunden, wie bei den höheren Wirbelthieren.

4. Schicht der Ganglienkugeln.

In dieser Schicht liegen erstens deutliche Zellen von 0,01 — 0,02 Mm. Durchmesser, unregelmässiger Gestalt, mit Kern, auch wohl Kernkörperchen und feinkörnigem Inhalt, so dass sie den Ganglienkugeln bei anderen Thieren ähnlich sind. Diese Zellen (s. Fig. 7) haben auch Fortsätze, welche manchmal ziemlich stark und lang, mit Varicositäten versehen und theils gegen die Nervenschicht, theils auswärts in die granulöse Schicht verlaufen. Zweitens aber trifft man hier beim Frosch viele Kerne, denen in den Zellen ähnlich, aber anscheinend frei in der granulösen Masse an ihrer innern Grenze gelegen. Häufig wenigstens übertrifft ihre Zahl die der Zellen. Es haftet an ihnen bisweilen ein Klümpchen der granulösen Masse, welches man für ein Analogon einer Zelle oder den Rest einer solchen nehmen könnte, die schneller als andere zerstört worden wäre; manche liegen dabei so dicht an den zwischen ihnen durchtretenden Radialfasern, ja sie scheinen bisweilen in einem der angeschwollenen innern Enden von solchen eingeschlossen

zu sein, so dass ich öfters in Versuchung war, jene Enden auch für Zellen zu halten, welche sehr leicht theilweise zerstört würden. Allein sehr viele unter den Radialfasern haben mit diesen Kernen nichts zu schaffen, und ich muss einstweilen deren Bedeutung dahin gestellt sein lassen [1]).

5. Schicht der Sehnervenfasern.

Die Fasern des Sehnerven nehmen von der Eintrittsstelle desselben einen radialen Verlauf, und während sie in der Nähe von jener eine deutliche, wenn auch nicht sehr starke Schicht bilden, werden sie gegen die Peripherie der Retina sehr sparsam. Nach dem, was oben über die Fortsätze der Nervenzellen gesagt wurde, ist auch hier an dem Zusammenhang derselben mit den Nervenfasern nicht zu zweifeln.

6. Die Begrenzungshaut.

Sie verhält sich ganz ähnlich wie beim Barsch, und ist nur ihr Verhältniss zu den Radialfasern zu erwähnen.

Die Radialfasern sind, ähnlich wie bei den Fischen, in der granulösen Schicht am ersten auffällig. Dort stellen sie an wenig gehärteten Präparaten blasse, zarte, an stärker erhärteten aber dunkle, straffe Fasern von geringer Dicke dar. Gegen die innere Grenze der granulösen Schicht schwellen sie öfters ganz allmälich zu 0,002 Mm. oder etwas mehr an, treten zwischen den Nervenzellen und den dabei liegenden Kernen so wie den Nervenfasern hindurch und erweitern sich gewöhnlich zu einem flachen regelmässigen Kegel, dessen Basis an die Membr. limitans stösst und in einigen Fällen habe ich hier, wie beim Menschen, eine innige Verbindung dieser inneren Enden der Radialfasern mit jener Membran bemerken können. Nicht selten ist dieses konische Ende der Faser etwas streifig, wie wenn dieselbe dort aus einander strahlte. An gelungenen Schnitten bilden diese gegen die Limitans anstehenden konischen Enden eine ziemlich regelmässige, arkadenartige Zeichnung. Wenn man einzelne Fasern durch Zupfen mit Nadeln isolirt hat, so sieht man viele innere Enden nicht glatt, sondern wie ausgefranst und abgerissen; manche derselben sind von körnigem Ansehen, und wenn dann ein Kern dabei oder darin liegt, entsteht das oben erwähnte Ansehen, als ob die Radialfaser in eine Zelle überginge. Früher glaubte ich auch an solchen anscheinenden Zellen winklig abgehende Nervenfasern zu sehen, aber ich muss sagen, dass ich diess später für zufällige Anlagerungen nehmen zu müssen glaubte. — Wenn man die Radialfasern gegen ihr äusseres Ende ver-

[1]) *Vintschgau* (a. a. O. S. 964) hat diese Kerne bereits beschrieben.

folgt, so sieht man sie gegen die äussere Grenze der granulösen Schicht in eine Anschwellung übergehen, welche zum grössten Theil zwischen die Elemente der innern Körnerschicht hineinragt. Diese äussere Anschwellung ist bald sehr gestreckt spindelförmig, bald weniger verlängert, und namentlich im letztern Fall erkennt man darin einen deutlichen Kern, so dass diese Anschwellung zuverlässig die Bedeutung einer Zelle hat. An erhärteten Präparaten ist dieselbe gewöhnlich etwas zackig, etwa wie die Centralhöhle eines Knochenkörperchens. Weiterhin verliert sich die Radialfaser zwischen die Elemente der Körnerschicht, indem sie sich, wie es scheint, von der Anschwellung aus verästelt. Auch hier gelingt es, einzelne Radialfasern zu isoliren, an welchen nach aussen hin noch Stäbchen und Zapfen ansitzen, auch hier aber ist die Zahl der Radialfasern eine viel geringere als die der Elemente in der Stäbchenschicht, und es stimmt damit überein, dass man Gruppen der letztern an den Radialfasern haftend findet, aber nicht leicht, und wohl nur zufällig, einzelne. Ich will noch erwähnen, dass man hier beim Frosch, namentlich auch an ganz frischen Augen senkrechte Schnitte anfertigen kann, an welchen sowohl die Verhältnisse der Stäbchenschicht als die Radialfasern mit ziemlicher Deutlichkeit zu erkennen sind [1]).

Die Dickenverhältnisse der einzelnen Schichten fand ich an einem Chromsäurepräparat von einer excentrischen Partie der Retina:

Stäbchenschicht 0,08, Körner 0,07, granulöse Schicht 0,08, Zellen und innere Enden der Radialfasern 0,032. Weit im Hintergrunde des Auges dagegen betrug die ganze Dicke der Retina 0,33 Mm. Eine kürzere Radialfaser mass vom innern Ende bis zur äussern Anschwellung 0,1, die Anschwellung war 0,024 lang, 0,008 breit, die feinen Ausläufer liessen sich noch auf etwa 0,03 Mm. verfolgen. Eine längere Radialfaser mass im Ganzen 0,2 Mm.

Gefässe habe ich auch beim Frosch nicht in der Substanz der Retina gesehen, wohl aber ein Gefässnetz, dem beim Barsch ganz

[1]) *Vintschgau* lässt auch beim Frosch je eine besondere Radialfaser von jedem Element der Stäbchenschicht aus bis zur Zellenschicht gehen, was gewiss nicht richtig ist. Am innern Ende sollen dann die Radialfasern nicht nur mit den Nervenzellen, sondern auch mit den freien Kernen durch Aeste zusammenhängen (S. 964), während andere zur Begrenzungshaut gehen. Es ist immer sehr misslich, bloss negative Zweifel gegen eine Beobachtung zu äussern, aber der Uebergang freier Kerne in Nervenfasern ist nach dem dermaligen Stand unserer Kenntnisse sehr unwahrscheinlich. Im Uebrigen entspricht Fig. X bei *Vintschgau,* wo das fragliche Verhältniss gezeichnet ist, in der Stäbchenschicht keineswegs dem Verhalten der Retina beim Frosch, indem ein kleines Stäbchen auf einem grössern Zapfen sitzt. In der That finden sich aber beim Frosch grosse Stäbchen und kleine Zapfen, und zwar nicht auf einander sitzend, sondern zwischen einander geschoben.

ähnlich, welches in einer structurlosen Membran gelegen, sich von der Innenfläche der Retina vollkommen abhebt und zum Glaskörper zu rechnen sein wird. Bei einer Schildkröte dagegen glaube ich Gefässe im Innern der Retina selbst und zwar bis zur innern Körnerschicht gesehen zu haben.

Ueberhaupt scheint auch die Structur der Retina damit übereinzustimmen, dass in der Classe der Amphibien Thiere von ziemlich verschiedenen Organisationsverhältnissen vereinigt sind, indem erhebliche Modificationen der Elementartheile vorkommen. Bei Schildkröten z. B. ist, wie schon *Hannover* bemerkt hat, die Stäbchenschicht dem Typus der Vögel genähert, und ich glaube an einigen allerdings nicht vollkommen gut conservirten Augen gesehen zu haben, dass die Zapfen mit den pigmentirten Tropfen und den schmalen Zapfenstäbchen, so wie die eigentlichen Stäbchen in ganz ähnlicher Weise vorhanden sind, wie ich sie bei den Vögeln beschrieben habe. In der Zwischenkörnerschicht dagegen habe ich schöne, grosse, mit langen, ästigen Fortsätzen versehene Zellen gefunden, welche den bei den Fischen constant vorkommenden sehr ähnlich sind, während mir bis jetzt bei anderen Thieren solche nicht bekannt sind. Anastomosen der Fortsätze jedoch habe ich bisher bei Schildkröten nicht gesehen, ohne sie gerade leugnen zu wollen [1]. Bei manchen Amphibien finden sich bloss einerlei Elemente in der Stäbchenschicht, ähnlich wie bei manchen Fischen. So sind bei Anguis fragilis bloss Zapfen vorhanden, welche, wie *Leydig* bereits angegeben hat, mit einem Fetttröpfchen versehen sind.

Retina der Taube.

1. Stäbchenschicht.

Es finden sich darin ebenfalls zweierlei Elemente, Stäbchen und Zapfen, nebst Fortsätzen des Chorioidealpigments. Es ist aber hier nicht bloss, wie z. B. beim Frosch, an jedem Stäbchnn und jedem Zapfen eine innere und eine äussere Abtheilung zu unterscheiden, sondern diese Scheidung findet sich auch bei allen Elementen ziemlich in gleicher Höhe. Es fällt daher auf Profilansichten der Unterschied einer innern und einer äussern Hälfte der ganzen Schicht sogleich in die Augen und da in der letztern die Theile liegen, welche man bisher als Stäbchen bei den Vögeln bezeichnet hatte, so habe ich in meinen früheren Notizen dieselbe kurzweg als eigentliche Stäbchenschicht angeführt, gegenüber der

[1]) *Bowman* gibt an, bei Schildkröten besonders schön die Nervenzellen mit Fortsätzen gesehen zu haben. Vielleicht hat er diese Zellen mit darunter begriffen.

Zapfenschicht, welche die innere Hälfte der ganzen Schicht einnimmt. Im Einzelnen nun ist meinen Untersuchungen zufolge das Verhältniss dieses:

Die eigentlichen Stäbchen, welche von *Hannover* u. A. als solche bezeichnet worden und durch ihre Beschaffenheit in frischem Zustand, wie durch ihre Veränderungen unter dem Einfluss von Wasser u. dergl. offenbar den Stäbchen der übrigen Wirbelthiere entsprechend sind, stellen gleichmässige Cylinder von 0,02 — 0,028 Länge und 0,0026 — 0,0033 Mm. Dicke dar, soweit sie in der äussern Hälfte der Stäbchenschicht liegen. An dem innern Ende spitzen sie sich konisch zu und gehen so in einen blassern, weniger glänzenden, weiterhin fadenartig werdenden Anhang über. Derselbe ist ungefähr ebenso lang als das eigentliche Stäbchen und gehört der innern Hälfte der ganzen Schicht an. An nicht vollkommen frischen Präparaten zeigt sich auch hier eine Querlinie, wo die konische Zuspitzung beginnt, aber auch hier ist in der innern zugespitzten Hälfte ein Klümpchen der stärker lichtbrechenden Masse enthalten. Die innere, normal zu einem mässig dicken Faden zulaufende Partie des Anhanges ist an unvollkommen conservirten Präparaten öfters eigenthümlich angeschwollen (s. Fig. 18 *g*) und sieht dann aus, als ob eine Höhle mit hellem Inhalt darin wäre. In diesen Elementen liegt nirgends ein farbiges Kügelchen.

Das zweite Element, die Zapfen, bestehen ebenfalls aus einer innern und einer äussern Hälfte. Die letztere, der Zapfenspitze bei Fischen und Amphibien entsprechend, liegt zwischen den eigentlichen Stäbchen in der äussern Hälfte der Schicht und ist von derselben durch eine geringere Dicke verschieden; im Uebrigen aber, durch die cylindrische Form, die glashelle, stark lichtbrechende Beschaffenheit, so wie durch die Veränderungen, welche sie durch Wasser erleidet, durch die Neigung, sich zu krümmen und zu rollen, ist die Zapfenspitze hier den Stäbchen so ähnlich, dass man sie wohl als Zapfenstäbchen bezeichnen darf, wie diess *Kölliker* beim Menschen gethan hat. Jene Veränderungen treten, vielleicht nur durch die geringere Dicke der Zapfenstäbchen, an diesen noch rascher ein als an den gewöhnlichen Stäbchen, und diesem Umstand ist es vielleicht auch zuzuschreiben, dass man dieselben sehr häufig etwas kürzer sieht, als jene. Dass dieselben am äussern Ende zugespitzt wären, wie andere Zapfenspitzen, habe ich wenigstens nicht mit Sicherheit gesehen. Nach innen gehen die Zapfenstäbchen unmittelbar in die Zapfenkörper über, welche die innere Hälfte der ganzen Stäbchenschicht grösstentheils ausmachen. Diese Zapfen sind im Allgemeinen ebenfalls cylindrisch geformt, von 0,025 — 0,03 Mm. Länge, aber von sehr verschiedener Dicke, meist von 0,004 — 0,005 Mm. Dabei sieht man im Profil die dickeren Zapfen in der Regel von etwas convexen, die dünneren von geraden oder sogar

schwach concaven Linien begrenzt und viele werden nach innen zu ein wenig schmaler. Diese Ausbuchtungen sind wahrscheinlich während des Lebens kaum merklich, nehmen aber alsbald nach dem Tode zu, indem namentlich die dickeren Zapfen leicht zu stark bauchigen Körpern aufquellen und schliesslich zu einer rundlichen, blasigen Form gelangen. Durch diese Art der Veränderung und durch die etwas mattere, weniger glänzende Beschaffenheit im frischen Zustand sind diese Zapfen vor den Stäbchen hinreichend ausgezeichnet [1]).

In den Zapfen liegen die bekannten farbigen Kügelchen, und zwar da, wo der Zapfenkörper in das Zapfenstäbchen übergeht. Es liegen dieselben somit, wie man an ganzen Schnitten mit Leichtigkeit sieht, etwa in der Mitte der ganzen Stäbchenschicht, in der Höhe des innern Endes der eigentlichen Stäbchen. In der Regel folgen die Kügelchen dem Zapfenkörper, wenn derselbe sein dünnes Stäbchen verliert, das farbige Kügelchen sitzt dann am äussersten Ende des Zapfens, und indem man diesen mit den Stäbchen identificirte, entstand die Ansicht, dass die Kügelchen am äussern Ende der Stäbchen sässen. Die Kügel-

Die oben als Zapfen beschriebenen Elemente waren den früheren Autoren nur unvollkommen bekannt. Gewöhnlich wurden sie von den Stäbchen nicht unterschieden. Auch *Pacini* nahm bei Vögeln, wie bei Ampbibien, bloss Stäbchen, keine Zapfen an, und theilte jene in solche mit gefärbten und solche mit ungefärbten Endkügelchen. Unter letzteren sind wohl die oben als eigentliche Stäbchen bezeichneten Elemente gemeint, welche da, wo sie in den innern Anhang übergehen, öfters zu einem Kügelchen anschwellen, welches von den farbigen Oeltropfen verschieden und im frischen Zustande nicht vorhanden ist. *Hannover* trennte zwar die Zapfen von den Stäbchen, besonders wegen ihrer Neigung aufzuquellen, aber keine der Tab. V, Fig. 69 abgebildeten Formen gibt eine Vorstellung von der unveränderten Gestalt derselben. Die auf den Zapfen sitzenden Spitzen oder Stäbchen waren, wie es scheint, ganz übersehen. Auch ich trennte dieselben erst in der spätern Notiz von den dickeren eigentlichen Stäbchen. *Vintschgau* (a. a. O. S. 959) lässt ebenfalls einfach je ein Stäbchen auf einem Zapfen sitzen, und erwähnt der Elemente ohne farbige Tropfen nicht. Die von mir angegebene Lage der Tropfen aber wird von demselben bestätigt. Er unterscheidet an jedem Zapfen einen eigenen Fortsatz, und glaubt, dass ich denselben mit dem Namen Cylinder belegt hätte. Ich habe jedoch, wie aus meinen beiden Notizen zu entnehmen war, für die Zapfen selbst hie und da den indifferentern Ausdruck Cylinder gebraucht, und habe an gut conservirten Präparaten nicht Ursache gehabt, einen solchen Fortsatz, wie bei anderen Thieren, besonders zu unterscheiden. Noch weniger habe ich, wie *Vintschgau* angibt, irgend behauptet, dass ein Theil derselben bloss mit den Kernen der folgenden Schicht in Verbindung stehe. Daraus, dass *Vintschgau* an der Mitte jedes Zapfenkörpers eine Einschnürung beschreibt und abbildet, möchte ich fast schliessen, dass er Präparate vor sich gehabt hat, wo der Anhang an den Stäbchen auf die oben beschriebene Art blasig metamorphosirt und dadurch auch die Form der Zapfen beeinträchtigt war.

chen, welche meist 0,002—0,004 Mm. messen, entsprechen gewöhnlich dem Durchmesser der Zapfen, in welchen sie liegen. Doch kommt es auch vor, dass ein grösserer Tropfen eine kleine Anschwellung bedingt, oder dass ein kleiner Tropfen in einem starken Zapfen liegt. Die Kügelchen sind blassgelb, orange oder roth von Farbe, mit verschiedenen Nüancen; sie sind nach der allgemeinen Angabe öliger Natur, schwimmen auf Wasser und fliessen, wenn sie aus den Zapfen entfernt sind, zu grösseren Tropfen zusammen.

Was den Sitz und die Beschaffenheit dieser gefärbten Kügelchen betrifft, so bezeichnet *Hannover* neuerdings meine Angaben als «grossen Irrthum». Es ist überhaupt nicht leicht, sich *Hannover's* Vorstellung von der Natur dieser gefärbten Theilchen klar zu machen. Denn einmal bezeichnet er sie als Kügelchen, welche in den Zapfen liegen, und bildet sie entsprechend ab. Dann aber erklärt er sie für abgestutzte Kegel, welche mit der Spitze nach auswärts gekehrt «nicht in den Zapfen, sondern auswendig sitzen und der Pigmentscheide angehören» (Rech. micr., pag. 49 u. 50; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V, S. 24). Er unterscheidet dabei 1) hellgelbe (citrins) Kügelchen, deren eins oder zwei auf dem äussern Ende jedes Zwillingszapfens sitzen; 2) dunkelgelbe (jaunes foncés), welche grösser sind und sich auf dem äussern Ende der Stäbchen finden. Diese entstehen dadurch, dass die schwarzen Pigmentscheiden innen dunkelgelb sind; 3) rothe (cramoisis), welche in ähnlicher Weise konisch sind, wie die vorigen. In diese senken sich die Zwillingszapfen mit den daran befindlichen hellgelben Kügelchen ein. Darum sollen auch die letzteren weiter nach innen liegen, als die beiden andern.

Wie mir scheint, sind hier dreierlei verschiedene Dinge theilweise zusammengeworfen. 1) Die oben bereits von mir erwähnten farbigen Kügelchen, welche an der Uebergangsstelle von Zapfenkörper und Zapfenstäbchen sitzen. Dass dieselben, und zwar nicht bloss die hellgelb, sondern auch die orange und roth gefärbten wirkliche Kügelchen oder Tröpfchen sind, ebenso dass sie in der Substanz der Zapfen und nicht bloss äusserlich an denselben sitzen, kann nicht zweifelhaft sein, wenn man isolirte Elemente über das Gesichtsfeld rollend beobachtet. Für die Lage an der angegebenen Stelle, etwa in der Mitte der ganzen Schicht sind senkrechte Schnitte im Zusammenhang am leichtesten beweisend, doch kann man auch an ganz frischen Augen nicht allzu schwer Elemente, wie sie Fig. 18 zeigt, isolirt erhalten. Wenn *Hannover* sagt, dass die Kügelchen nicht alle in einer Ebene liegen, so kann ich, wie früher, in sofern beistimmen, als kleine Differenzen im Niveau vorkommen, welche jedoch einige Tausendstel Millimeter nicht überschreiten. Gelb oder roth gefärbte Theile dagegen, welche an der äussern Grenze der Stäbchenschicht lägen, kann ich nicht

finden, ebenso wenig, dass Tropfen von verschiedener Farbe je in Stäbchen oder Zapfen zu finden wären, indem jene gar keine gefärbten Theilchen enthalten. 2) Eine andere Art von Färbung besteht darin, dass, wie ich in meiner ersten Mittheilung bereits angegeben hatte, eine gewisse Anzahl von Zapfen selbst gefärbt ist, und zwar zunächst an dem Tropfen am stärksten, weiter einwärts schwächer. Bei Tauben sind solche Zapfen im Hintergrund des Auges von rother Farbe zu finden, welche von derselben Nüance ist, wie die des Tropfens, nur weniger intensiv. Diese Färbung ist grossentheils eine gleichförmige, doch kommen auch Körnchen dabei vor. Ob dieselbe etwa bloss an der Oberfläche der Zapfen ihren Sitz hat, ist schwer zu sagen; so viel ist gewiss, dass sie an vollkommen isolirten Zapfen sich erhält, und mit der Pigmentscheide nicht verwechselt werden darf. An anderen benachbarten Zapfen ist nichts von dieser Färbung zu sehen. Beim Huhn habe ich solche rothe Zapfen nicht gefunden, dafür aber ist an einem Theil der Zapfen, welche gelbe Kügelchen tragen, eine Strecke weit in der Nachbarschaft der letzteren eine gelbe Färbung wahrzunehmen, die sich weiterhin verliert. Das Kügelchen selbst ist in diesen gelben Zapfen häufig auffallend blasser als in den übrigen, weniger rund und nicht mit einer so dunkeln Contur versehen, während dieselbe an den Kügelchen in den rothen Zapfen der Taube im Gegentheil häufig sehr markirt ist. Die beschriebenen rothen und gelben Zapfen fand ich unmittelbar nach dem Tod der Thiere schon vor; doch fand ich einige Male an Augen, welche nicht mehr frisch waren, fast alle Zapfen ziemlich stark gelb gefärbt und sogar theilweise die sonst farblosen Stäbchen, wohl nur durch Imbibition. 3) Die sogenannten Pigmentscheiden sind, wie bei Fischen und Fröschen, Anhängsel der Zellen, welche zwischen Chorioidea und Retina liegen. Diese Zellen sind, wie auch *Hannover* angibt, von der Fläche gesehen ziemlich regelmässig polygonal, von etwa 0,012 Mm. Durchmesser. Bei einer reinen Profilansicht zeigt sich auch hier der äusserste Theil der Zelle, der Chorioidea zunächst, ziemlich farblos und scharf begrenzt, so dass an Schnitten, wo die Zellen mit der Retina in Verbindung geblieben sind, ein fortlaufender heller Saum entsteht. Gegen die innere, der Retina zugewendete Seite der Zellen liegen die Pigmentmolecüle angehäuft und erstrecken sich mehr oder weniger tief zwischen die Stäbchenschicht meist bis gegen die farbigen Kügelchen hin, aber nie, so viel ich weiss, über diese weiter einwärts. Die Pigmentmassen erscheinen, so lange sie zwischen den Stäbchen liegen, straff und geradlinig wie diese, und bilden mit den Zellen, zu welchen sie gehören, polygonale Prismen. Durch Form- und Lage-Veränderungen der Zellen und ihrer Pigmentfortsätze aber entstehen die abenteuerlichsten Gestalten und Gruppirungen, wie sie z. B. bereits *Michaelis*

und *Bruch* abgebildet haben, um so leichter, je weicher jene in der Regel sind, und besonders ist diess der Fall, wenn die Stäbchen, welche in sie eingesenkt waren, entfernt sind. Es fallen dann die Pigmentfortsätze leicht zu einer einzigen Masse zusammen, so dass die Zelle konisch erscheint, oder sie kräuseln und winden sich nach verschiedenen Richtungen, so dass sie einem verworrenen Wurzelwerk gleichen. Wenn man eine schräge Ansicht einer Anzahl von Zellen in Zusammenhang erhält, was namentlich durch den Druck der Deckgläschen leicht geschieht, so erscheinen sie dachziegelartig über einander geschoben, wie diess *Bruch* schon vor längerer Zeit erwähnt und später *v. Wittich* als eine eigenthümliche Form von Pigmentzellen beschrieben hat [1]). Durch Wasser blähen sich die Zellen häufig zu grossen Kugeln auf. Manchmal, namentlich bei älteren, pigmentreichen Thieren, zeigen die Zellen eine grössere Festigkeit und die Pigmentfortsätze stehen auch nach Entfernung der Stäbchen als spiessige, stachelige Massen in gerader Richtung von den Zellen ab, wie man diess sonst auch an erhärteten Präparaten sieht. Die spiessigen Pigmentmassen zerbröckeln sich in kürzere Stäbchen und Körnchen. Auch der Grad der Festigkeit, mit welcher die Stäbchen zwischen den Pigmentscheiden haften, ist sehr verschieden, manchmal aber ziehen sich dieselben so rasch und leicht heraus, dass man kaum die Ueberzeugung gewinnen kann, ob wirklich an allen Stellen des Auges die Verbindung der Stäbchenschicht mit dem Pigment eine gleich innige ist.

Diese dreierlei Färbungen, welche gewöhnlich neben einander vorkommen, sind wohl hinreichend von einander charakterisirt. Ich glaube auch früher gesehen zu haben, dass bei Albino's, wo kein Pigment in den Chorioidealzellen ist, die farbigen Kügelchen dennoch vorhanden sind, woraus die Verschiedenheit beider ebenfalls hervorgehen würde.

Schwieriger als das Bisherige ist auszumitteln, wie die mit verschieden gefärbten Kügelchen versehenen Zapfen unter sich und gegen die eigentlichen Stäbchen zu einer Mosaik von bestimmter Gestaltung angeordnet sind. *Hannover* hat zwar angegeben, dass immer je 6—8 gelbe Kügelchen um ein rothes angeordnet seien und hiervon eine Abbildung beigefügt, allein ich kann die letztere nicht für in demselben Grade richtig halten, als sie elegant ist. Es geht diess schon daraus hervor, dass die nicht mit Kügelchen versehenen Stäbchen in

[1]) Die wirbelförmige Anordnung der Pigmentzellen, welche *v. Wittich* (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IV, S. 458) bei Amphibien und Vögeln beschrieben hat, ist, wie ich glaube, ebenso durch Umlegen der Zellen nach verschiedenen Richtungen bedingt, als diess mit den in früherer Zeit viel besprochenen Wirbeln der Fall ist, in welche sich die Stäbchen leicht legen, die aber, mit einzelnen Ausnahmen, Niemand mehr für die natürliche Lagerung derselben hält.

der Abbildung keinen Platz gefunden haben. Bei der eigenthümlichen Art übrigens, wie die dickeren und dünneren Elementartheile in der innern und äussern Hälfte der Stäbchenschicht gegen einander rangirt sind, erklärt sich leicht, dass jene farblosen Elemente bei der Flächenansicht weniger ins Auge fallen. *Pacini* (a. a. O. S. 50) gibt dagegen an, dass dem Centrum jeder Pigmentzelle 5—6 Stäbchen mit ungefärbten Kügelchen (eigentliche Stäbchen?) entsprechen, während an jeder Seite des Polygons 3—4 gefärbte Kügelchen liegen. Die beiden Angaben der genannten Autoren können jedoch schon desswegen kein allgemeines Gesetz repräsentiren, weil an verschiedenen Stellen derselben Retina einmal das Mengenverhältniss der Stäbchen und Zapfen und dann auch der gelb oder roth gefärbten Kügelchen unter sich wechselt. Bei der Taube überwiegen im Grund des Auges die rothen, gegen die Peripherie die hellgelben Kügelchen, wie sich diess schon für das blosse Auge durch die hier gelbliche, dort mehr rothe Färbung an der Aussenfläche der Netzhaut ausspricht. Ganz vorn, etwa 0,1 Mm. vom Rande der Netzhaut verlieren sich die farbigen Kügelchen gänzlich; dann sind nach rückwärts dieselben meist hellgelb, viel weniger orange, noch weniger roth gefärbt und die letzteren sind zugleich im Durchschnitt nicht grösser oder sogar kleiner als die ersteren. Die gelben sitzen meist in dickeren, die rothen in dünneren Zapfen. Im Grunde des Auges dagegen sind die gelben Tropfen sparsamer und kleiner, die rothen dagegen häufiger und zum Theil grösser. Ein Theil derselben, und zwar meist grössere und dunklere, liegen hier in Zapfen, welche selbst gefärbt sind, andere kleinere, weniger intensiv rothe sitzen in ungefärbten Zapfen, wie sie in den peripherischen Theilen allein vorkommen. Es stimmen also die Farben der Tropfen nicht immer mit einer gewissen Grösse der Zapfen zusammen, wie denn rothe Tropfen in schmalen und breiten Zapfen vorkommen, so dass man die Zapfen nicht einfach nach den Tropfen classificiren kann. Endlich findet man nicht nur Uebergangsformen in der Dicke der Zapfen, sondern auch zwischen den Hauptfarben der Kügelchen, zwischen hellgelb, orange und roth.

Hier will ich noch einer Frage erwähnen, nämlich ob nicht bei Vögeln eine vollständige Reihe von Uebergangsformen zwischen Stäbchen und Zapfen vorkomme? In der innern Hälfte der Schicht würden solche durch die sehr schmalen Formen der Zapfen gegeben sein, welche bisweilen vorkommen. Auch ganz kleine und fast farblose Kügelchen fehlen nicht. In der äussern Hälfte der Schicht scheinen nicht alle gewöhnlichen Stäbchen und nicht alle Zapfenstäbchen von ganz gleicher Dicke zu sein, und da bei den Vögeln mehr als sonst irgendwo (vielleicht mit Ausnahme des gelben Flecks beim Menschen) die Spitzen der Zapfen den gewöhnlichen Stäbchen gleichen,

so würden Uebergangsstufen in der Dicke ausreichen, um den Unterschied zu verwischen. Es scheinen mir jedoch zur definitiven Entscheidung dieser für die physiologische Bedeutung der Stäbchen und Zapfen wichtigen Frage noch ausgedehntere Untersuchungen abzuwarten zu sein.

Hannover hat bereits angegeben, dass man bisweilen, wiewohl selten, zwei farbige Tropfen an einem Zapfen sieht, und glaubt, dass dies eigentlich das normale Verhalten und somit die Zapfen alle Zwillinge seien. Ich habe ebenfalls grössere Zapfen mit zwei gelben Kügelchen und zwei Spitzen gesehen, während am Zapfenkörper höchstens von aussen her eine Spaltung angedeutet war. Die eine Seitenhälfte aber schien öfters wie verkümmert zu sein, und was das Mengenverhältniss betrifft, so zweifle ich nicht, dass bei Vögeln, namentlich der Taube, die einfache Form der Zapfen so überwiegt, dass man die Zwillinge fast als Ausnahmen betrachten kann. Ich will dabei nachträglich bemerken, dass ich beim Frosch keine Zwillinge unter den Zapfen bemerkt habe.

2. Körnerschicht.

Am innern Ende der Stäbchenschicht findet sich auch bei den Vögeln, so viel ich bis jetzt weiss, allgemein eine Grenze, welche an senkrechten Schnitten schon in frischem Zustand ziemlich markirt ist, an erhärteten Präparaten aber als eine dunkle Linie sehr hervortritt. Im letzten Fall ist auch an isolirten Elementen die entsprechende Stelle leicht bemerklich, und zwar häufig durch einen kleinen Vorsprung bezeichnet, welcher besonders an stärkern Zapfen ausgeprägt ist, an fadenartigen Elementen aber nur ein ganz kleines Knötchen bildet. Diese Vorsprünge werden zwar, wie ich bereits früher bemerkte, hauptsächlich dadurch gebildet, dass die umliegenden Partien etwas einschrumpfen, während an jener Linie die neben einander gelegenen Theile fester an einander haften. Indess ist die Linie, da sie überall mit geringen Modificationen vorkommt, ein gutes Merkmal zur Bestimmung der innern Grenze der Stäbchenschicht. So muss nun auch hier bei den Vögeln das, was einwärts von der Linie liegt, der folgenden Schicht, der Körnerschicht zugezählt werden, wenn auch die Elemente mit denen der Stäbchenschicht in der innigsten Verbindung stehen und von den analogen Elementen bei anderen Thieren theilweise abweichen.

a) Die äussere Körnerschicht besteht aus länglichen, theils myrthenblattförmigen, theils lancettförmigen, blassen Körperchen, welche mit ihrem längern Durchmesser senkrecht auf der Fläche der Retina stehen und an einem oder an beiden Enden eine fadige Fortsetzung haben. Dieselben sind so in einander geschoben, dass fadige und bauchige Theile alternirend liegen. Dadurch entsteht meist ziemlich deutlich

das Ansehen von zwei in einander geschobenen Reihen solcher länglicher Körperchen, genau genommen aber liegen nie zwei derselben in einer Linie hinter einander. Es zeigt sich leicht an ganz frischen, wie an erhärteten Präparaten, dass je eines dieser Körperchen mit einem Element der Stäbchenschicht continuirlich ist. Trotz der markirten Grenze der beiden Schichten ist bei gelungenen Präparaten fast jedes Element durch beide Schichten im Zusammenhang auch isolirt zu sehen, wie in Fig. 18. Dann erkennt man auch, dass gewöhnlich die dickeren Zapfen in die lancettförmigen Körperchen der äussern Reihe unmittelbar übergehen, an welchen dann nach einwärts ein Faden sitzt. An den inneren Enden der eigentlichen Stäbchen dagegen sitzt in der Regel ein spindelförmiges Körperchen der zweiten Reihe vermittelst eines kurzen Fadens an. Es ist hier also in der Beschaffenheit der Stäbchenkörner und Zapfenkörner keine so grosse Verschiedenheit, wie bei den meisten Fischen und Säugethieren. Beim Frosch ist das Verhältniss dem bei der Taube ähnlich, aber schwerlich bei allen Amphibien in gleichem Maasse. Die Dicke der Schicht beträgt bei der Taube etwa 0,02 Mm.

b) Die Zwischenkörnerschicht ist schmaler als die vorige und bildet manchmal an senkrechten Schnitten bloss einen unbestimmt feinkörnigen Streifen. Andere Male dagegen sieht man sehr deutlich darin Körperchen liegen, welche von denen der benachbarten Schichten verschieden sind, ungefähr die Gestalt einer mehr in die Breite gezogenen Birne haben, einen Zellenkern aber nicht deutlich erkennen lassen. In manchen Präparaten bilden sie, eines am andern liegend, einen durch sein helleres Ansehen vor der Umgebung ausgezeichneten Streifen. Zwischen denselben sieht man andere fadige Elemente hindurchtreten [1]).

c) Die innere Körnerschicht besteht zum grössten Theil aus Zellchen von 0,005—7 Mm. Durchmesser, welche in zahlreichen (meist 10—12) Reihen über einander liegen. Wenn sie isolirt sind, erkennt man häufig feine Fädchen als Fortsätze derselben. Auch hier sind die am weitesten innen, gegen die folgende Schicht gelegenen Zellen mitunter etwas grösser und der Kern darin deutlicher. Ausserdem liegen in der Schicht die kernhaltigen Anschwellungen der Radialfasern, welche gewöhnlich durch ihre senkrecht verlängerte Form leicht zu unter-

[1]) *Vintschgau* beschreibt, was oben als äussere Körnerschicht und Zwischenkörnerschicht bezeichnet wurde, als Schicht von Zellen, deren äussere Reihen senkrecht verlängert sind, während die inneren Reihen in transversaler Richtung verlängert und in Molecularmasse eingelagert sind. Ausserdem gibt derselbe die interessante Beobachtung, dass bei manchen Vögeln innerhalb der länglichen Zellen eine beträchtliche Schicht kernartiger Körperchen vorhanden ist, welche von der innern Körnerschicht durch eine sehr markirte Linie aus Molecularmasse getrennt wird.

scheiden sind, so wie durch den Uebergang in einen etwas stärkern Faden (Radialfaser) an ihrer innern Seite. Die Dicke der Schicht beträgt circa 0,05 Mm.

3. Granulöse Schicht.

Dieselbe lässt in vielen Präparaten kaum etwas Anderes erkennen als eine zarte Granulation. Nicht selten aber sieht man sie von einer senkrechten Streifung durchzogen, welche, von den Radialfasern herrührend, dichter und feiner ist, als an den bisher betrachteten Thieren. Es spaltet sich auch die ganze Schicht ziemlich leicht in derselben Richtung. Ausserdem beobachtet man hier eine Erscheinung, welche sonst nur seltener und in geringerem Maasse vorkommt. Man sieht nämlich auf senkrechten Schnitten nicht selten Abtheilungen, welche durch eine etwas hellere oder dunklere Beschaffenheit auffallen und durch Grenzlinien geschieden werden, welche der Fläche der Retina parallel verlaufen, jedoch wenig markirt sind (s. Fig. 15). Es scheint diess der Ausdruck einer untergeordneten Schichtung zu sein, besondere Elementartheile jedoch, welche dieselbe bedingten, konnte ich nicht wahrnehmen. Die Dicke der ganzen Schicht beträgt 0,05 — 0,07 Mm.

4. Schicht der Ganglienzellen.

Die Mehrzahl der Zellen ist durch geringe Grösse (0,006 — 0,012 Mm.) vor denen der meisten anderen Thiere ausgezeichnet. Dieselben sind meist rundlich und ziemlich regelmässig gelagert, gewöhnlich in einer einzigen Schicht, welche sich von der Fläche wie ein Epithel ausnimmt. Im Hintergrund des Auges dagegen sieht man oft zwei schön geordnete Reihen über einander, in selteneren Fällen habe ich an kleinen Strecken eine dritte Reihe gefunden [1]). Gegen das peripherische Ende der Retina hin ist die Zellenreihe nicht continuirlich, sondern durch Lücken getrennt, welche jedoch nicht so gross sind, als sie bei Säugethieren vorkommen. Dagegen ist die Grösse mancher Zellen in der Peripherie der Retina eine bedeutend beträchtlichere, wie diess auch bei anderen Thieren vorkommt. An diesen grösseren Zellen besonders leicht sieht man Fortsätze der Zellen, unter denen manche alle Charaktere der blassen Nervenfasern haben. Die Zahl der Fortsätze ist manchmal ziemlich gross, darunter 1 — 2 etwas dickere. Auch deutliche Ramificationen kommen vor.

5. Schicht der Sehnervenfasern.

Dieselben bilden im Hintergrund des Auges eine ziemlich starke Lage (0,01 Mm. und mehr), welche nach der Peripherie allmälich

[1]) Bei manchen Raubvögeln kommen streckenweise noch mehr Reihen von Zellen hinter einander vor.

abnimmt, jedoch nicht in dem Grade, wie beim Frosch und bei Säugethieren, indem man sehr weit vorn noch immer viele Nervenfasern findet, wie denn überhaupt deren Zahl im Ganzen eine relativ beträchtliche zu sein scheint. Senkrechte Schnitte erscheinen oft auch senkrecht gestreift, was von den durchtretenden Radialfasern herrührt. Die einzelnen Nervenfasern sind zum grossen Theil sehr fein und erscheinen gleichförmig, d. h. ohne nachweisbare Structur, während Varicositäten an vielen in ausgezeichnetem Grade vorkommen, so dass z. B. eine Faser von etwa 0,001 Mm. auf 0,005 anschwoll. Es kommen jedoch namentlich im Hintergrund auch dickere Fasern (0,004 Mm.) vor, welche ein blasses Mark zu führen scheinen.

6. Die Begrenzungshaut.

Ueber die Begrenzungshaut habe ich hier nichts Besonderes mitzutheilen, dagegen sind noch die **Radialfasern**, welche bis zu derselben durch die übrigen Schichten einwärts dringen, zu erwähnen.

Der feinern Streifung, welche die Radialfasern von der Limitans, an welche sie anstossen, bis in die Körnerschicht an ganzen Schnitten erzeugen, wurde bereits Erwähnung gethan. Wenn man die Radialfasern durch Zerreissen der Retina isoliren will, so bemüht man sich in vielen Fällen vergeblich, während sie in anderen sich mit grösster Deutlichkeit zeigen. Das innere, der Limitans zugekehrte Ende ist etwas konisch (anscheinend dreieckig) angeschwollen, aber viel schmaler, als man dasselbe bei anderen Wirbelthieren gewöhnlich sieht. Die in der Regel auch ziemlich dünne Faser geht dann durch die granulöse Schicht in die Körnerschicht und hat dort eine mehr oder weniger längliche, deutlich kernhaltige Anschwellung, hinter welcher sie sich öfters in mehrere feine Fäserchen auflöst, die sich bis in die Zwischenkörnerschicht verfolgen lassen. Seitlich an solchen isolirten Fasern sieht man oft eine Anzahl der inneren Körner haften, so wie nach aussen hin einige Stäbchen oder Zapfen, und der Anschein ist oft ganz dafür, dass letztere vermittelst der länglichen Elemente der äussern Körnerschicht geradezu in die Radialfasern übergehen. Indessen ist in der Zwischenkörnerschicht das Verhalten der Fäserchen, in welche die Radialfasern ausgehen, dann der Fädchen, welche von den inneren Körnern ausgehen, endlich der Fäden, welche von den äusseren Körnern kommen, unter sich und zu den anscheinend zelligen Elementen der Zwischenkörnerschicht so überaus schwierig zu verfolgen, dass ich jenen Anschein vorläufig nicht als beweisend ansehen kann [1]).

[1]) *Vintschgau* bestätigt auch bei den Vögeln das von mir angegebene Verhalten der Radialfasern, dass eine Anzahl von Körnern an denselben an-

Retina des Menschen.

1. Stäbchenschicht.

Dieselbe besteht bei Menschen ebenso wie bei allen bisher genauer untersuchten Säugethieren [1]) aus zweierlei Elementen, welche mit den Stäbchen und Zapfen der Knochenfische viel mehr übereinstimmen, als mit denen der Vögel und Amphibien.

Die Stäbchen sind in frischem Zustande Cylinder, welche durch die ganze Dicke der Schicht hindurchgehen, ohne ihren Durchmesser wesentlich zu ändern. Ihr äusseres Ende stösst an das Pigment, das innere dagegen geht in die Elemente der Körnerschicht über, welche entweder unmittelbar oder vermittelst eines Fadens von verschiedener Länge daran ansitzen. In beiden Fällen sind die Stäbchen selbst gleich lang, und Fäden wie Körner liegen jenseits der Grenzlinie zwischen Stäbchen- und Körnerschicht, gehören also der letztern an. Von dieser Anordnung der Stäbchen (s. Würzb. Verhandlg., 1852, S. 96), wie überhaupt von den Verhältnissen dieser Schicht, habe ich mich am besten an erhärteten Präparaten von einer sehr frischen Leiche überzeugt, wo die Stäbchen nach Monaten noch ihr ganz straffes und glänzendes Ansehen erhalten hatten, und ich konnte ausser Professor *Kölliker* die Präparate noch verschiedenen anderen Anatomen vorlegen. Ebenso habe ich mich an anderen Augen von Menschen und verschiedenen Säugethieren vielmals überzeugt, dass die Stäbchen erst beim Uebertritt in die Körnerschicht fadenartig werden und manche derselben am innern Ende so wenig wie am äussern einen Faden besitzen, sondern direct in ein Korn übergehen.

Dagegen habe ich bei Menschen wie bei Säugethieren häufig bemerkt, dass die Stäbchen trotz ihrer gleichmässigen Dicke eine innere und eine äussere Abtheilung unterscheiden lassen, welche letztere um ein Geringes grösser ist. In den oben erwähnten wie in anderen wohl erhaltenen Präparaten zeigte sich die Scheidung höchstens durch eine feine Querlinie, derjenigen ähnlich, welche man, nur meist stärker

sitze. Den Kern in der Anschwellung konnte er nie wahrnehmen; das äussere Ende jeder Faser geht nach ihm in einen Zapfen über, er gibt jedoch nicht an, wie sich dazu die quer gelagerten Zellen verhalten. Gegen das innere Ende theilen sich die Radialfasern nach *Vintschgau* zum Theil in viele Aeste, und sollen dann mit den Nervenzellen in Verbindung stehen.

[1]) *Vintschgau* gibt an, dass bei den «Pecora» keine Stäbchen zwischen den Zapfen stehen, sondern wie bei Fischen und Amphibien auf jenen. Ich glaube diess jedoch hier eben so bestimmt als dort für den Frosch bestreiten zu müssen.

ausgeprägt, an Stäbchen und Zapfen der meisten Thiere bemerkt. An derselben Stelle brechen sowohl isolirte Stäbchen als auch die ganze Schicht leicht entzwei. Sind die Stäbchen weniger gut erhalten, so wird die quere Linie stärker und die innere Abtheilung macht ihre weitere Metamorphose öfters etwas anders als die äussere. Sie quillt namentlich etwas auf, wird dadurch dicker und kürzer, zugleich oft blasser, spitzt sich auch wohl nach einer oder beiden Seiten zu und wird so zu einem beiläufig ovalen Körperchen, während die äussere Stäbchenhälfte manchmal noch ziemlich wohl erhalten ist, oder andere Veränderungen in bekannter Weise erlitten hat (s. Fig. 21 c). Dieses verschiedene Verhalten der innern und äussern Stäbchenhälfte zeigt sich sowohl an Augen, welche sich selbst überlassen werden, als auch in verschiedenartigen Flüssigkeiten, und es ist dasselbe von Interesse, wenn man das Verhalten der beiden Abtheilungen an den Zapfen, so wie an den Stäbchen vieler Thiere damit vergleicht. Indessen glaube ch nicht, dass beim Menschen in vollkommen frischem Zustand sichtbare Charaktere der fraglichen Verschiedenheit existiren. Kügelchen m äussern Ende der Stäbchen, wie sie *Pacini* als Globulo terminale eschreibt, habe ich an gut erhaltenen Stäbchen nicht gesehen. Die Annahme von *Pacini*, dass sie den farbigen Kügelchen bei den Vögeln ntsprechen, würde auch sonst kaum haltbar sein.

Dem oben Gesagten zu Folge muss jedes Stäbchen so lang sein, ls die ganze Schicht dick ist, und man kann zur Ausmittelung des Maasses so gut wie isolirte Stäbchen auch Falten frischer oder senkechte Schnitte erhärteter Netzhäute benutzen. Es ist jedoch nicht ganz eicht, sich vor Irrthümern zu schützen, denn nicht nur von isolirten Stäbchen, sondern von ganzen Netzhautstücken ist häufig die äussere Partie der Stäbchenschicht losgetrennt, und diesem Umstande ist es wohl zuzuschreiben, dass so viele Angaben über die Länge der Stäbchen gewiss zu niedrig sind. Aber auch an erhärteten Präparaten erhält man nicht immer zuverlässige Resultate, da die Dicke der Schicht owohl durch Einschrumpfen als durch Aufquellen verändert wird. Dass die Länge der Stäbchen im Hintergrund des Auges beträchtlicher st, als gegen die Ora serrata, ist sicher, doch glaube ich, dass *Bowman* zu viel sagt, wenn er angibt, dass sie hier um mehr als die Hälfte ürzer seien wie dort; ich habe ziemlich weit vorn noch Stäbchen von ,05 Mm., sehr nahe an der Ora noch solche von 0,04 Mm. gefunden, weit hinten dagegen bis gegen 0,06 Mm. [1]). Die Dicke der Stäbchen chätze ich auf etwa 0,0015—0,0018 Mm. (0,0006—7‴ *Henle*, 0,0008‴ *Kölliker*). Bei Säugethieren fand ich die Länge der Stäbchen fast durchchends, theilweise auch die Dicke derselben etwas geringer.

[1]) *Kölliker* gibt die Dicke der Stäbchenschicht zu 0,028—0,036‴ an.

Die Zapfen haben beim Menschen ziemlich die Form einer Flasche, deren Basis an der Grenzlinie der Körnerschicht liegt. Die nach auswärts gerichtete konische Spitze sieht man in der Regel durch eine Querlinie, wie bei den Fischen, getrennt. Die Länge der Zapfen sammt Spitze habe ich in dem oben erwähnten Auge, wo die Stäbchen vollkommen conservirt waren und ebenso an anderen Augen in der grössten Ausdehnung der Retina geringer gefunden als die Länge der Stäbchen. Es betrug nämlich dieselbe etwa 0,032—0,036, wovon ein wenig über ein Drittheil auf die Spitze kam. Es reichte also der Zapfenkörper bis fast an die Linie, welche die äussere und innere Abtheilung der Stäbchen bezeichnete, während das äussere Ende der Spitze etwa zwei Drittheile der ganzen Schicht erreichte. Einige wenige Zapfen fielen mir jedoch auf, wo an der wie gewöhnlich geformten Spitze eine blasse Verlängerung sich bis gegen die äussere Grenze der Stäbchenschicht erstreckte, indem sie sich allmälich immer mehr zuspitzte (Würzb. Verhandl. a. a. O.). Sie nahm sich etwa aus, wie wenn eine zarte Hülle vorhanden wäre, aus welcher sich der Inhalt zurückgezogen hätte. Diese Beobachtung, welche sich sehr an das oben (S. 34) über einzelne Zapfen beim Frosch Bemerkte anschliesst, könnte dahin gedeutet werden, dass die normal bis an die äussere Grenze der Stäbchenschicht reichende Zapfenspitze nur durch eine sehr rasche Veränderung gewöhnlich kürzer gesehen würde. Indessen ist diess doch zweifelhaft und bei der konischen Form der Spitzen scheint mir auch hier anzunehmen, dass dieselben allerdings aus einer sehr ähnlichen, vielleicht identischen Substanz bestehen, als die Stäbchen, und namentlich der äussern Hälfte der letztern analog sind, dass sie aber doch mit diesen Stäbchen nicht ganz und gar übereinstimmen. Auch bei Säugethieren, z. B. beim Schwein sehr deutlich, fand ich die Zapfen sammt Spitze so beträchtlich kürzer als die ganzen Stäbchen, dass ich nicht annehmen kann, dass der ganze Unterschied durch die Verkürzung der Zapfen in Folge Aufquellens hervorgebracht werde, wiewohl ich letzteres Moment in Anschlag bringen zu müssen glaube. Einer Verkürzung der Zapfenspitze durch secundäre Metamorphose ist es wohl zuzuschreiben, wenn *Henle* (Zeitschr. f. rat. Med., 1852, S. 305), der wohl zuerst an einem Enthaupteten die Zapfenspitzen, welche er als konische Stiftchen bezeichnet, mit Sicherheit auch bei Menschen nachgewiesen hat, statt der Spitzen auf manchen Zapfen etwas dickere Kügelchen fand, um so mehr, als derselbe ausdrücklich angibt, dieselben erst an dem nicht mehr ganz frischen Präparat bemerkt zu haben [1].

[1] *Vintschgau* (a. a. O.) beschreibt und deutet Kügelchen, welche er aussen auf den Zapfen sitzend fand, in ähnlicher Weise, wie diess *Pacini* bei den Stäbchen that. Ich muss jedoch dabei bleiben, sie bloss als metamorphosirte Zapfenspitzen anzusehen.

Dagegen habe ich in der Gegend des gelben Flecks wiederholt Zapfen gefunden, welche überhaupt von bedeutenderer Länge waren, und namentlich nach aussen in eine längere, cylindrische Partie übergingen, was für die Angabe zu sprechen schien, welche *Kölliker* (Gewebelehre, 1. Aufl.) bereits früher machte, dass auf den Zapfen gewöhnliche Stäbchen sässen. Diese längeren Zapfenspitzen oder Zapfenstäbchen zeigten, wie die Zapfenspitzen der Fische u. s. w. durch Umrollen, Runzeln u. s. w. analoge Veränderungen wie die ächten Stäbchen, doch schienen sie mir etwas dicker als die letzteren, und es fiel mir auf, dass gerade an diesen Zapfen die Querlinie zwischen Zapfen-Körper und Spitze gewöhnlich fehlte, vielmehr letztere unmittelbar aus ersterem ohne Abgrenzung hervorging. — Zapfen mit zwei Spitzen, Zwillinge, habe ich bei Menschen und Säugethieren nicht gesehen.

Der Zapfenkörper zeigt alle Abstufungen, welche man in einem wohl assortirten Weinlager zwischen der ganz schlanken und sehr bauchigen Form der Flaschen finden kann. Indess zeigt sich leicht, dass hier, ebenso wie bei den früher beschriebenen Thierclassen, die frischesten Zapfen die schlanksten sind, während sie durch Aufquellen nach und nach immer bauchiger werden. In wohlerhaltenem Zustand dürfte ihr Durchmesser nirgends viel über 0,004—0,006 Mm. betragen, was mit *Kölliker's* Angaben übereinstimmt; so kann ich auch bestätigen, dass die Zapfen des gelben Flecks noch etwas dünner sind (etwa 0,004 Mm.). Das innere Ende jedes Zapfens geht, ganz ähnlich wie bei den Knochenfischen, continuirlich in ein birnförmiges oder ovales kernhaltiges Körperchen über, welches, wie ich a. a. O. angegeben habe, bereits der Körnerschicht angehört. Die Grenzlinie zwischen Stäbchen- und Körnerschicht zeigt sich auch hier an isolirten Elementen gewöhnlich durch einen kleinen Vorsprung markirt, welcher die innige Berührung der neben einander liegenden Elemente an dieser Linie andeutet. Die zunächst daran gelegene Partie des Zapfens ist häufig etwas blasser, so wie auch etwas halsartig eingezogen, doch ist diess nicht in dem Grade der Fall, als bei den niederen Wirbelthierclassen, und scheint, wo es sich stärker ausgeprägt findet, als secundäre Veränderung aufgefasst werden zu müssen, welche mit dem bauchigen Quellen des mittlern Theils in Zusammenhang steht.

Was das Mengenverhältniss der Stäbchen und Zapfen, welche neben einander vorkommen, betrifft, so ist dasselbe, nachdem *Bowman* bemerkt hatte, dass die Zapfen am gelben Fleck näher beisammen stehen, von *Henle* (a. a. O.) und dann von *Kölliker* dahin festgestellt worden, dass am gelben Fleck bloss Zapfen vorkommen, dann einzelne Kreise von Stäbchen um je einen Zapfen stehen, endlich weiterhin mehrere Reihen von Stäbchen den Zwischenraum zwischen je zwei Zapfen ausfüllen. Diese zunächst an Flächenansichten erkannte Anordnung kann

ich nur bestätigen; man erhält davon auch auf senkrechten Schnitten überzeugende Ansichten, wenn sie so gelungen sind, dass sie nur 1—2 Elemente in der Dicke enthalten.

Zwischen den Elementen der Stäbchenschicht findet sich bei Menschen und Säugethieren besonders deutlich eine structurlose glashelle Zwischensubstanz, welche besonders von *Henle* schon früher und ausführlicher neuerdings (a. a. O.) hervorgehoben worden ist. Dieselbe zeigt sich am deutlichsten in der äussern Partie der Schicht, wo sie wohl auch in der grössten Menge angesammelt ist. An sehr frischen Menschen- und Säugethieraugen zeigt sie eine bemerkenswerthe Consistenz, während sie späterhin weich und dadurch leichter übersehen wird. An den Augen niederer Wirbelthiere habe ich, abgesehen von den Pigmentfortsätzen, eine Zwischensubstanz von solcher Consistenz nicht bemerkt. An einem frischen Pferdeauge aber besonders schön bildete dieselbe eine Art Membran, welche man in Stücke reissen konnte, wobei die Stäbchen streckenweise fast gänzlich aus derselben hervorgezogen wurden, ohne dass sie zerfloss. Lücken jedoch an den Stellen, wo die Stäbchen gesteckt hatten, konnte ich nicht deutlich erkennen.

Endlich ist das Verhältniss der Stäbchenschicht zu den polygonalen Pigmentzellen der Chorioidea zu berühren. Hier ist wohl nicht ohne physiologisches Interesse, dass, wie ich a. a. O. angegeben habe, bei Menschen und Säugethieren, ebenso wie bei den bisher betrachteten Wirbelthieren, die mit Pigmentmoleculen dicht besetzte Seite der Zellen die innere, der Retina zugewendete ist, während früher bekanntlich allgemein das Gegentheil angenommen wurde. Die Seite der Zellen dagegen, welche sowohl an einzelnen auf der Kante stehenden Zellen, als an Falten der ganzen Pigmenthaut als ein heller, pigmentarmer, glatter Saum erscheint, ist gegen die Chorioidea gekehrt. Diese äussere Seite ist nebenbei durch eine viel grössere Resistenz ausgezeichnet, indem der glatte Saum lange Zeit unverändert bleibt, während die innere pigmentirte Seite sehr früh durch Auflockerung, Freiwerden der Pigmentmoleculen und namentlich durch den Austritt von hyalinen tropfenartigen Massen ihre Decomposition anzeigt. An dieser Seite liegen denn auch die Pigmentmolecüle so weit in der Peripherie der Zelle, dass sie eigentlich das Aeusserste sind, was man unterscheidet und eine Zellenwand jenseits derselben durch die Beobachtung kaum evident zu machen ist. Mit dieser pigmentirten Seite der Zellen stehen nun die Stäbchen in so enger Verbindung, dass die äussersten Enden derselben noch zwischen die Pigmentmolecüle hineinragen. An frischen Augen bleibt bekanntlich, wenn man die Retina von der Chorioidea ablöst, mitunter ein grosser Theil der Stäbchenschicht mit dem Pigment in Verbindung, und zeigt sich später als ein

blasses Häutchen. Namentlich geschieht diess leicht mit der äussern Hälfte der Schicht, während andere Male die Zapfen fast allein der Retina folgen. An einem ganz frischen Pferdeauge habe ich die Stäbchen so fest an der Pigmenthaut haftend gefunden, dass sie eine Schicht bildeten, welche sich mit jener falten und in Stücke reissen liess. An erhärteten Präparaten bleibt die Verbindung bisweilen so erhalten, dass man dünne senkrechte Schnitte der Retina sammt den Pigmentzellen erhält. Endlich glaube ich an den pigmentlosen Zellen des Tapetum der Wiederkäuer in erhärtetem Zustand die zahlreichen kleinen Grübchen, welche den Stäbchen entsprechen, deutlich erkannt zu haben. Solche Präparate geben aber andererseits die bestimmte Ueberzeugung, dass hier überall von Pigmentscheiden, wie sie *Hannover* ganz allgemein verbreitet annimmt, keine Rede ist. In den seichten Vertiefungen der Pigmentzellen ruht eben nur das äusserste Ende der Stäbchen, und nirgends bei Menschen und den von mir bisher untersuchten Säugethieren erstreckt sich Pigment tiefer in die Stäbchenschicht, etwa bis an die Grenze der Zapfen-Körper und Spitzen, wie diess mit den Pigmentscheiden der meisten anderen Wirbelthiere der Fall ist. — Bei Kaninchen enthalten die Chorioidealzellen ein oder einige Fetttröpfchen und bei den Albino's geben jene Zellen, welche von sehr ungleicher Grösse sind und nicht selten zwei Kerne enthalten, ein sehr zierliches Bild (s. Fig. 24).

2. Körnerschicht.

a) Die äussere Körnerschicht ist bei Menschen und Säugethieren auf eine ganz ähnliche Weise, als es vom Barsch beschrieben wurde, aus zweierlei Elementen zusammengesetzt, von welchen die einen mit den Stäbchen in Verbindung stehen, die anderen dagegen mit den Zapfen [1]).

Die ersteren, Stäbchenkörner, sind auch hier, wie bereits von *Bowman, Pacini, Kölliker* angegeben worden ist, sehr kleine Zellen (0,005—0,008 Mm.), deren Kerne fast so gross sind als sie selbst. Dieselben liegen überall in mehreren unregelmässigen Reihen über einander. Nachdem bereits *Pacini* angegeben hatte, dass man an einem oder beiden Enden der Zellchen Fädchen bemerkt, von denen er vermuthete, dass sie zur Verbindung mit den benachbarten Schichten dienen möchten, hat *Kölliker* (Gewebelehre) gezeigt, dass dieselben bei Menschen, ebenso wie ich es von den Säugethieren beschrieben hatte,

[1]) *Kölliker* (Mikr. Anat., Bd. II, S. 657) betrachtet Stäbchen und Zapfen nicht als aus eigenen Zellen hervorgegangen, sondern als Fortsätze der Zellen, mit denen sie jedenfalls in Verbindung stehen, nämlich der Stäbchen- und Zapfenkörner.

mit den Stäbchen und Radialfasern in Verbindung stehen. Ich wies endlich nach, dass ein Theil der Körner, und zwar die äusserste Reihe, unmittelbar an den Stäbchen ansitzen, während die anderen, je weiter sie von der Stäbchenschicht entfernt liegen, durch um so längere Fäden mit den Stäbchen in Verbindung stehen. Diese Fäden sind also von sehr verschiedener Länge, gehören nicht der Stäbchen-, sondern der Körnerschicht an und fehlen zwischen manchen Stäbchen und Körnern gänzlich. *Pacini* hatte zwar erkannt, dass am innern Ende der Stäbchen wie der Zapfen kleine Zellen ansitzen, dieselben aber nicht weiter unterschieden und alle in eine von ihm als Ergänzungsschicht bezeichnete Reihe an der äussern Grenze der Körnerschicht verlegt. — Dass immer nur je ein Stäbchen mit einem äussern Korn zusammenhängt, kann ich in sofern nicht behaupten, als manchmal der Anschein sehr dafür ist, dass zwei Stäbchen neben einander einem Korn aufsitzen, doch habe ich mich nie vollkommen davon überzeugt. Wenn es überhaupt vorkommt, so ist es in den peripherischen Partien der Netzhaut der Fall, wo die Zahl der Körner abnimmt, die der Stäbchen aber nicht, so dass die ersteren für die letzteren bei einzelner Verbindung kaum ausreichen zu können scheinen.

Die zweite Art von Elementen, die Zapfenkörner, sind etwas grössere, senkrecht ovale oder birnförmige Zellen, welche alle an der äussern Grenze der Schicht liegen und dort manchmal als ein etwas hellerer Saum auffallen, welchen *Pacini* als Ergänzungsschicht bezeichnet hat. Dieselben enthalten deutliche, bisweilen mit Kernkörperchen versehene Kerne. Nach aussen steht jedes Zapfenkorn mit einem Zapfen im innigsten Zusammenhang, und zwar meist durch eine ganz kurze Brücke, welche beinahe von einer Breite mit der Basis des Zapfens selbst ist. Im frischen Zustand ist der Uebergang ein ganz unmerklicher; an gehärteten Präparaten aber zeigt sich meist an den Zapfen, wie an den Stäbchen, ein kleiner Vorsprung, welcher gerade der Grenze der Stäbchen- und Körnerschicht entspricht, wo die neben einander gelagerten Elemente inniger an einander haften. Zwischen diesem Vorsprung und dem Zapfenkorn ist dann öfters eine halsähnlich eingeschnürte Brücke, deren Dünne mit zunehmender Decomposition auffälliger wird, während das Korn selbst mehr anschwillt. Indess scheint doch gewöhnlich, namentlich auch bei manchen Säugethieren, der Querdurchmesser des Korns den des Zapfens um etwas zu übertreffen. Am gelben Fleck, wo die zwischengeschobenen Stäbchen seltener werden und aufhören, drängen sich natürlich auch die Zapfenkörner wie die Zapfen selbst, dichter an einander, und man sieht dann dieselben etwas in einander geschoben, da sie nicht wohl alle in einer Höhe neben einander liegen können. Es trägt dann ein Theil der Zapfen die Körner, welche dort meist zarter und mit schönen Kernen erscheinen,

ganz kurz angefügt, während andere dazwischen mit den etwas weiter einwärts gelegenen Körnern durch eine längere schmalere Brücke in Verbindung stehen. Von dem innern Ende aller Zapfenkörner dagegen geht ein Faden aus, welcher zwischen den Stäbchenkörnern seinen Weg nach einwärts nimmt; derselbe ist in der Regel merklich stärker als die Fädchen der Stäbchenkörner, namentlich in den peripherischen Theilen, weniger in der Gegend des gelben Flecks. Wenn man Zapfen mit diesen Fäden in Verbindung isolirt hat, was sehr leicht gelingt, so sieht man sowohl bei Menschen als bei Säugethieren das innere abgerissene Ende des Fadens häufig angeschwollen, allmälich oder rascher, und ich glaube an senkrechten Schnitten gesehen zu haben, dass diese angeschwollenen Partien, in denen ich nie deutlich einen Kern sehen konnte, wie die ganz entsprechenden, welche ich bei den Fischen beschrieben habe, an der äussern Grenze der Zwischenkörnerschicht liegen. In anderen Präparaten jedoch, namentlich aus dem Hintergrunde des Auges, gingen die Fäden ohne merkliche Anschwellung an jener Stelle bis in die innere Körnerschicht. Nur seltener habe ich in der Gegend des gelben Flecks an den Zapfenfäden mehrere Anschwellungen hinter einander gesehen, von denen jedoch bloss eine, das Zapfenkorn, evident kernhaltig war. Die anderen hatten mehr das Ansehen von Varicositäten, wiewohl nicht ganz so, wie man sie sonst an Nerven zu sehen pflegt. Die bezeichnete Stelle verdient bei ferneren Untersuchungen besondere Beachtung.

Die Dicke der äussern Körnerschicht fand ich an dem grössten Theile der Retina 0,05 — 0,06 Mm. Dieselbe nimmt aber sowohl gegen den vordern Rand etwas ab, wo sie auf 0,04 — 0,03 Mm. sinkt, als auch gegen die Axe des Auges hin. Hier habe ich dieselbe an Stellen, wo sich noch gut Schnitte anfertigen liessen, nur zu 0,025 — 0,03 gefunden, indem nur etwa vier Reihen über einander lagen. Eine Stelle aber, wo die äusseren Körner gänzlich fehlten, existirt, wie ich glaube, in normalen Augen nicht, denn man findet überall auch im gelben Fleck jeden Zapfen mit seinem Korn versehen. Diese Abnahme der äusseren Körner gegen die Axe hin ist eine ziemlich rasche und hängt offenbar wesentlich mit dem Verschwinden der Stäbchen zusammen. Je mehr in der Stäbchenschicht bloss die dickeren Zapfen vorherrschen, um so geringer ist die Zahl der Elemente der äussern Körnerschicht. In dieser Hinsicht betrachtet, ist die Abnahme der äussern Körner gegen die Peripherie der Retina hin auffallend, wo man auch nur 5 — 6 Reihen findet, während die Menge der Stäbchen kaum abgenommen hat, und diess macht die oben erwähnten Beobachtungen, dass zwei Stäbchen an einem Korn zu sitzen scheinen, etwas wahrscheinlicher.

b) Die Zwischenkörnerschicht, welche, wie es scheint, von *Bowman* zuerst bemerkt wurde, verhält sich, wie ich bereits früher

(Würzb. Verhandl. a. a. O.) angegeben habe, je nach der Localität in der menschlichen Retina sehr verschieden. Im Hintergrund des Auges ist sie sehr mächtig, und zwar nimmt sie besonders am Rand des gelben Flecks rasch zu, während sie in dessen Mitte (Fovea centralis) wieder abzunehmen scheint. Sichere Maasse sind besonders von dieser Schicht schwierig zu erhalten, da die Fasern, aus welchen sie besteht, einer grossen Dehnung fähig sind, wie ich mich an isolirten Elementen überzeugt habe, deren Länge mitunter so kolossal wird, dass sie unmöglich natürlich sein kann. Indess glaube ich, dass am gelben Fleck die Dicke der Schicht 0,1 — 0,15 Mm. erreicht, während manche Präparate, welche noch mehr ergeben würden, vielleicht nicht wohlerhalten sind. In der Umgebung des gelben Flecks, einige Millimeter weit, beträgt die Dicke noch 0,03 — 0,06 Mm., und nimmt dann bis zur Ora serrata ab, in deren Nähe sie nur 0,008 — 0,012 Mm. misst; gänzlich verschwinden sah ich die Schicht erst an der Ora selbst. Mit der Dicke ändert sich auch die Beschaffenheit der Schicht. Am gelben Fleck ist dieselbe rein senkrecht faserig und die einzelnen Fasern, welche dieselben sind, die von den inneren Enden der äusseren Körner ausgingen, isoliren sich vollkommen durch die ganze Dicke der Schicht. Nur an der innern Grenze derselben, in der Nachbarschaft der inneren Körner, liegt gewöhnlich zwischen den Fasern eine geringe Menge moleculärer Masse, welche sich wie die in der granulösen Schicht befindliche ausnimmt. Diese radial faserige Structur der Schicht erstreckt sich ziemlich weit über den gelben Fleck hinaus, doch werden allmälich die einzelnen Fasern weniger leicht isolirbar und sind immer mehr in moleculäre oder homogene Masse eingebettet. Weiterhin wird die radiale Streifung viel weniger deutlich und man sieht gegen die Peripherie der Retina hin häufig nur eine unbestimmte Schicht zwischen den beiden Körnerlagen. Bisweilen schien mir sehr weit vorn die senkrecht streifige Beschaffenheit wieder etwas zuzunehmen, sie schien mir jedoch einen etwas andern Charakter anzunehmen als im Hintergrund des Auges, wiewohl darüber an erhärteten Präparaten schwieriger zu urtheilen ist. Es schien mir nämlich diese Streifung mehr in Verbindung mit der faserigen Masse zu sein, welche sonst die inneren Enden der Radialfasern bildet, worauf ich nachher zurückkomme. — Eigenthümliche Zellen der Zwischenkörnerschicht, wie ich sie bei manchen Wirbelthieren beschrieben habe, sah ich bei Menschen so wenig wie *Kölliker,* und glaube namentlich für den Hintergrund des Auges versichern zu können, dass dort nichts von der Art vorkommt [1]).

[1]) *Vintschgau* gibt an, in der Zwischenkörnerschicht runde Zellen gefunden zu haben, welche Molecularmasse enthielten; bei Säugethieren dagegen vermisste derselbe solche Zellen.

c) Die innere Körnerschicht besteht aus Elementen, welche leichter als die der äussern als Zellen zu erkennen sind, indem sie etwas grösser sind, wodurch der Kern leichter unterschieden wird. Manche derselben sind rundlich, andere etwas senkrecht verlängert oder mit mehreren Ecken versehen, so dass sie den früher von mir für viele Wirbelthiere angegebenen zackigen Anschwellungen der Radialfasern ähnlich sehen, wonach sie bald bipolar, bald multipolar erscheinen. Viele dieser inneren Körner sind evident in Radialfasern eingelagert, so dass diese als Verlängerungen derselben erscheinen. Da bei allen anderen Wirbelthierclassen, wie ich gezeigt habe, diese mit den Radialfasern in unmittelbarem Zusammenhang stehenden Elemente der innern Körnerschicht von den übrigen bestimmt zu unterscheiden sind, so liegt es nahe, auch beim Menschen diese zweierlei Elemente anzunehmen [1]). Ich muss jedoch gestehen, dass ich bisher nicht im Stande war, solche der äussern Form nach mit Sicherheit zu unterscheiden, denn obschon, wie erwähnt, Formverschiedenheiten vorkommen, so sind dieselben nicht so markirt, wie bei anderen Wirbelthieren, und ich kann nicht versichern, dass die senkrecht verlängerten Elemente ausschliesslich Anschwellungen der aus den inneren Schichten kommenden Radialfasern seien, im Gegensatz zu den rundlich polygonalen Elementen. Dagegen sind, wo mehrere Reihen von Körnern über einander liegen, die innersten manchmal um etwas grösser, wie diess auch bei anderen Wirbelthieren sich findet. Die Dicke der innern Körnerschicht ist meist, wie *Bowman* angab, eine geringere als die der äussern, jedoch nicht überall. Am gelben Fleck, wo die äussere Schicht dünner wird, nimmt die innere rasch zu und besteht aus zahlreichen Lagen, welche zusammen 0,06 Mm. und mehr erreichen [2]). Sonst beträgt die Dicke der Schicht im Hintergrund des Auges 0,03 ÷ 0,04 Mm., und nimmt gegen die Ora serrata hin, wo

[1]) *Vintschgau* trennt auch wirklich mit Bestimmtheit die Anschwellungen der Radialfasern, in denen er keinen Kern finden konnte, von den übrigen Elementen der Schicht. Ueber die Anwesenheit eines Kerns in jenen Anschwellungen kann jedoch, wie ich glaube, in vielen Fällen kein Zweifel sein, und solche auffällig spindelförmige, viel grössere Anschwellungen, wie ich sie früher von niederen Wirbelthieren beschrieben habe, und sie *Vintschgau* nun auch vom Menschen abbildet, habe ich bei letzterem nicht bemerkt. Die Ganglienzellen, welche *Vintschgau* als drittes Element dieser Schicht angibt, sind schwerlich von den kleineren Elementen anders verschieden, als durch die Grösse, in welcher indess Uebergänge vorkommen.

[2]) Meine frühere Angabe von 0,04''' war vielleicht etwas zu hoch, wenigstens fand ich nicht in allen Augen eine so dicke Stelle. Jedoch gibt *Vintschgau* diese bedeutende Dicke ebenfalls an, wie er denn überhaupt meine früheren Angaben über die Dickenverhältnisse der Körnerschicht durchaus bestätigen konnte.

nur mehr zwei, höchstens drei Reihen Körner liegen, bis zu 0,02 Mm. ab. Eine Verschmelzung mit der äussern Körnerschicht findet, wie erwähnt, nirgends statt, hingegen vielleicht in der Fovea centralis mit der Nervenzellenschicht, sofern dort in kleinem Umfang die granulöse Schicht ganz fehlt, wie *Kölliker* und, wie es scheint, *Remak* glauben.

3. Granulöse Schicht.

An frischen Augen erscheint diese Schicht als eine äusserst fein und blass granulirte, fast homogene Masse, welche der granulirten Substanz in der Rinde des Gehirns sehr ähnlich ist. Nach dem Tode scheint die Körnung zuzunehmen, und an erhärteten Präparaten ist dieselbe bedeutend dunkler und schärfer geworden. Zellige Elemente sind in dieser Schicht nicht enthalten, wenn man davon absieht, dass an den Grenzen derselben, namentlich nach innen, gegen die Nervenzellenschicht, die Scheidung nicht überall eine ganz scharfe, lineare ist. Dagegen erkennt man mit Leichtigkeit viele Fasern darin, und zwar einmal die nachher zu besprechenden Radialfasern, welche auch hier zum Theil glatt hindurchtreten, zum Theil an der granulösen Umgebung so haften, als ob eine gewisse Verbindung zwischen denselben bestände. Ausserdem findet man besonders an Präparaten, welche eine kürzere Zeit in erhärtenden Flüssigkeiten von geringer Concentration gelegen waren, feine, blasse Fasern, deren schliessliche Verfolgung durch ihre ausserordentliche Feinheit erschwert wird. Dabei erscheinen sie varicös und dadurch wird es häufig unmöglich zu unterscheiden, ob man bloss granulirte Substanz oder ein Gewirre feinster varicöser Fäserchen vor sich hat. Diese Fasern sind am deutlichsten in der Gegend des gelben Flecks, und es ist kein Zweifel, dass diejenigen, welche man weiter verfolgen kann, Ausläufer der in der nächsten Schicht gelegenen Zellen sind. *Pacini*, dessen Untersuchungen wir überhaupt die Kenntniss der fraglichen Schicht verdanken, hat auch diesen Zusammenhang mit den Ganglienzellen bereits angegeben und bezeichnet die Schicht als Schicht von grauen Fasern, welche in eine amorphe granulöse Masse eingebettet seien. Diese Fasern sollen in der Richtung der Meridiane des Auges verlaufen. *Remak* hat sich neuerlich dieser Anschauungsweise vollkommen angeschlossen, indem nach ihm die verästelten Fortsätze der Ganglienzellen sich mit den varicösen Fasern der grauen Faserschicht verbinden, welche gleich den Bündeln des Sehnerven von hinten nach vorn verlaufen. *Pacini* glaubte ausserdem, dass durch diesen Verlauf der Ganglienkugelfortsätze eine allmälicho Uebereinanderlagerung derselben und so eine Verdickung der ganzen Schicht nach rückwärts zu Stande komme, und endlich sollen diese grauen Fasern in den centralen Theil des Sehnerven nach *Mandl*

übergehen. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass solche Fasern, die aus dem Sehnerven direct in die granulöse Schicht treten, nicht vorhanden sind, so wie dass eine Uebereinanderlagerung der Ganglienzellenfortsätze in horizontaler Richtung nicht zu erkennen ist, so wie es mir überhaupt zweifelhaft ist, ob Fasern in horizontaler Richtung den Meridianen des Auges folgend in der Schicht verlaufen. Ich möchte desshalb auch die Schicht nicht schlechthin als graue Fasern bezeichnen, um so mehr, als die Sehnervenausstrahlung diesen Namen auch beanspruchen könnte. So viel scheint gewiss, dass die am leichtesten zu verfolgenden Fortsätze der Ganglienzellen sich, wie *Kölliker* hervorgehoben hat, in der granulösen Substanz nach aussen begeben, dieselbe also in mehr oder weniger radialer Richtung durchsetzen. Die supponirte Verdünnung der Schicht nach vorn zu endlich findet, wie ich schon früher (Würzb. Verhandl.) nachgewiesen habe, keineswegs in erheblichem Grade statt, indem die granulöse Schicht im Hintergrund nirgends, so viel ich weiss, 0,04 Mm. erheblich übersteigt, und weit vorn noch 0,03 — 0,035 Mm. misst. In der Mitte des gelben Flecks jedoch wird die Schicht deutlich dünner und schwindet vielleicht an einer, jedoch jedenfalls sehr kleinen Stelle gänzlich. Die Beschaffenheit der Schicht scheint mir in so weit zu wechseln, als im Hintergrund, namentlich in der Gegend des gelben Flecks, die feinen varicösen Fäserchen viel deutlicher sind und auch an Masse überwiegen, während gegen die Peripherie im Gegentheil die homogene Grundsubstanz und die radiären Fasern mehr hervortreten [1]).

4. Schicht der Nervenzellen.

Dass die grösseren Nervenzellen der Retina auch beim Menschen, wie bei den übrigen Wirbelthieren, in dem bei weitem grössten Theil der Retina eine eigene Schicht bilden und nicht in der ganzen Dicke der granulösen Substanz eingelagert vorkommen, wie früher hie und da angegeben wurde, sieht man an senkrechten Schnitten erhärteter Präparate sehr leicht, wurde auch schon von *Pacini* angegeben. Ebenso ist es nach Ansicht solcher Präparate kaum ein Gegenstand der Erörterung mehr, dass die Zellen ausschliesslich an der äussern Seite der Nervenfaserschicht liegen, nicht zu beiden Seiten. Wo die Nerven eine vollständige Schicht bilden, also überall mit Ausnahme des gelben Flecks und der am meisten peripherischen Partien der Retina, liegen

[1]) *Vintschgau* gibt an, diese Schicht sei von keinem Mikroskopiker erwähnt worden; ich habe dieselbe jedoch nicht nur in meiner ersten Notiz von Thieren, sondern in der zweiten auch vom Menschen ausdrücklich erwähnt. Im Uebrigen erklärt sich auch *Vintschgau* wie *Kölliker* gegen die Ansicht von *Pacini*, dass die Schicht aus horizontalen Fasern bestehe.

die Zellen nach aussen daran, wenn auch die Grenze keine lineare Schärfe besitzt. Ich kann daher *Remak* nicht beistimmen, wenn er neuerdings (Allgem. Med. Centralzeitung, 1854, 1) sagt, dass in die Lücken zwischen den Faserbündeln des Sehnerven die Zellen sich so hineindrängen, dass man faserige und ganglìöse Meridiane an der Innenfläche der Retina unterscheiden kann. Auf Schnitten, welche die Faserbündel in querer Richtung treffen (s. Fig. 3 der Retinatafel in *Ecker's* Icones) sieht man vielmehr, dass im Hintergrund des Auges bloss die Radialfasern sich tiefer in die Lücken hineindrängen, nicht aber die Zellen. Eine Ausnahme machen bloss die erwähnten zwei Localitäten. Am gelben Fleck, wo die Fasern zwischen die Zellen hineintreten, kommen die Zellen, wie *Bowman, Henle, Kölliker* angegeben haben, an die Innenfläche der Retina zu liegen und ebenso ist diess in den peripherischen Theilen der Fall, wo die Nerven in sparsamern Bündeln verlaufen und zwischen ihnen und den inneren Radialfaserenden die ebenfalls nur vereinzelten Zellen der innern Oberfläche sehr nahe kommen.

Die Dicke der Zellenschicht wechselt an verschiedenen Stellen sehr bedeutend und dieser Unterschied in der Menge der Nervenzellen ist sicherlich physiologisch von grossem Belang. Während *Pacini* die Dicke überall gleichmässig zu 0,0186 Mm. angegeben hatte, fanden *Bowman* und *Kölliker* die Zellen am gelben Fleck besonders dicht liegend, und *Remak* äusserte sich dahin (s. oben), dass derselbe ganz aus Zellen bestehe. Ich habe durch zahlreiche senkrechte Schnitte die Anordnung der Schicht genauer verfolgt (s. Würzb. Verhdlg. a. a. O.) und gezeigt, dass dieselbe am gelben Fleck am dicksten ist, indem dort mehrere Reihen von Zellen über einander liegen. Ich konnte deren einige Mal 8—10 Reihen zählen, wobei jedoch eine besondere Regelmässigkeit nicht zu bemerken ist. Die Dicke der Schicht wächst dadurch bedeutend, manchmal bis gegen 0,1 Mm., nimmt jedoch in der Mitte des gelben Flecks wieder etwas ab. In der Umgebung des gelben Flecks wird die Menge der Zellen allmälich geringer, so dass einige Mm. davon nur mehr 1—2 Reihen zu sehen sind; noch weiterhin bilden sie keine vollständig continuirliche Schicht mehr, und gegen die Ora serrata hin sind die Zwischenräume grösser als der von den sparsamen Zellen eingenommene Raum. Hievon überzeugt man sich sowohl an senkrechten Schnitten, wo man oft in grosser Ausdehnung nur einzelne Zellen findet, als auch, wie besonders *Kölliker* gezeigt hat, bei Betrachtung von der Fläche (s. Fig. 4 u. 14 auf der Retinatafel von *Kölliker* und mir in *Ecker's* Icones).

Was die Beschaffenheit der einzelnen Zellen betrifft, so sind sie, wie seit *Pacini* fast allgemein angegeben wird, ganz frisch fast gleichmässig durchscheinend, meist mit einem schönen bläschenförmigen Kern versehen. Später werden sie stärker granulirt, was natürlich an

erhärteten Präparaten noch mehr hervortritt. Die Grösse der Zellen wechselt zwischen 0,01—0,03 Mm., wobei keineswegs die grösseren etwa den centralen Theilen der Netzhaut angehören, vielmehr eher das Umgekehrte stattfindet. Die Form der Zellen erscheint frisch in situ meist rundlich-polygonal, und wo sie dicht liegen, drücken sie sich an einander platt, wie *Henle* und *Kölliker* gesehen haben. Isolirt oder an gehärteten Präparaten zeigen sich dagegen die Zellen von sehr verschiedener Form, rundlich, ei- oder birnförmig, nach einer oder nach mehreren Seiten verlängert und in Zacken ausgezogen.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Fortsätze der Zellen, denn es besteht kaum mehr ein Zweifel, dass dieselben einerseits mit den Fasern des Sehnerven, anderseits mit den Körnern in Verbindung stehen. Was zuerst das Verhältniss zum Sehnerven betrifft, so hatte zuerst *Pacini* angegeben, dass die Zellen nicht mit den Nerven der innern Schicht, wohl aber mit den grauen Fasern der äussern granulösen Schicht zusammenhingen, welche er allerdings auch vom Sehnerven ableitet. Es ist somit mindestens zweifelhaft, ob *Pacini* nicht bloss die nach aussen gehenden Fortsätze der Zellen beobachtet hat. Hierauf hat *Corti* (*Müller's* Archiv, 1850) den Zusammenhang der multipolaren Zellen mit Nervenfasern in der Retina des Ochsen beschrieben und ich habe 1851 denselben für Fische und Vögel bestätigt. Die dort als Argumente bezeichneten Charaktere, nämlich dass die Fortsätze sehr lang, dabei deutlich varicös sind und das Ansehn der Nervenfasern aus denselben Augen haben, so wie das Verschwinden der Fortsätze in der Nervenschicht, sind wohl die einzigen, auf welche hier der erwähnte Zusammenhang in der Retina überhaupt angenommen worden ist, da wohl noch Niemand einen solchen Fortsatz in eine dunkelrandige Faser des Opticus selbst verfolgt hat. Da nun von *Bowman* und *Kölliker* multipolare Zellen auch in der Retina des Menschen gesehen wurden, war der Zusammenhang mit Nerven auch hier sehr wahrscheinlich. Die wirkliche Beobachtung von Fortsätzen mit den obigen Charakteren scheint zuerst von *Remak* (Berliner Mon.-Ber., 1853) und *Kölliker* gemacht worden zu sein, der sich mit diesem Punkt um dieselbe Zeit beschäftigte. Etwas später habe ich selbst Fortsätze der genannten Art aus allen Theilen der menschlichen Retina, wie bei mehreren Säugethieren, sehr häufig gesehen, und an besonders gut conservirten Augen sieht man sie hier, wie bei den anderen Wirbelthieren, in solcher Menge, dass ich für wahrscheinlich halten muss, dass alle Nervenzellen der Retina mit Fasern des Sehnerven zusammenhängen. Viel schwieriger ist die Frage nach dem endlichen Verhalten anderer Fortsätze, welche neben den erwähnten vorkommen. Alle neueren Beobachter haben die Zellen multipolar gefunden und *Kölliker*

hatte bereits hervorgehoben, dass die ramificirten Fortsätze nach aussen gegen die Körnerschicht gerichtet sind. Nachdem nun der Zusammenhang der Zellen mit den Nerven sichergestellt schien und ich zu dem Resultat gekommen war (Würzb. Verhandl., 1853), dass die inneren Enden der Radialfasern weder mit den Opticusfasern direct zusammenhängen, wie ich früher allerdings vermuthet hatte, noch überhaupt als eigentlich nervöse Theile zu betrachten seien, musste es im höchsten Grade wahrscheinlich sein, dass die äusseren Schichten der Netzhaut vermittelst der Fortsätze der Nervenzellen mit den Sehnervenfasern in Verbindung gesetzt seien. Um hierüber in's Reine zu kommen, habe ich im Winter 1853 viele Mühe aufgewendet; ich hielt die Gegend des gelben Flecks für die dazu geeignetste, musste freilich aus Mangel an Material auch dessen Umgebung mit benutzen. An anderen Stellen der Retina bei Menschen und ebenso bei Thieren bietet namentlich die Complication mit den Radialfasern so viele Schwierigkeiten dar, dass man sich kaum vor Täuschungen sicher stellen kann, und ich glaube überhaupt sagen zu dürfen, dass die fragliche Untersuchung zu den allerschwierigsten gehört. Präparate, welche ziemlich plausibel aussehen, erhält man leicht, aber wenn man nicht das Glück hat, auf Objecte zu stossen, wie *Corti* beim Elephanten, so kann man nur sehr schwer zu einer wahren Ueberzeugung gelangen. Doch glaube ich nun behaupten zu dürfen, dass die Nervenzellen durch ihre nach aussen gerichteten Fortsätze mit den inneren Körnern zusammenhängen, und da diese gerade in der Gegend des gelben Flecks unzweifelhaft durch die Fäden der Zwischenkörnerschicht mit den Zapfen zusammenhängen, so glaube ich diese auch als die so viel gesuchte wahre Endigung des Sehnerven ansehen zu müssen[1]).

Was die Gestaltung der Zellen mit den Fortsätzen im Einzelnen betrifft, so sieht man von letzteren gewöhnlich nur einen oder einige nach aussen abgehen. So zahlreiche Fortsätze, wie *Corti* beim Ele-

[1]) Von den bezüglichen Präparaten konnte ich einige Prof. *Kölliker* zeigen, welcher sich hierauf auch durch eigene Untersuchung von dem angegebenen Verhalten überzeugte. Diese Erfahrungen wurden bereits bei Zusammenstellung der Retina-Tafel für *Ecker's* Icones benutzt, so wie von *Kölliker* in seiner Gratulationsschrift an *Tiedemann* angeführt. *Vintschgau* lässt die Verbindung der Stäbchen und Zapfen mit den Zellen dadurch geschehen, dass die Radialfasern Aeste theils zur Limitans, theils zu den Zellen abgeben. Ausserdem gibt auch *Gerlach* an, die Verbindung eines Korns mit einer Zelle zwei Mal gesehen zu haben und die Aeusserung *Remak's*, dass «die Ganglienzellen von festen Scheiden umhüllt sind, von welchen die Stiele der Zapfen ausgehen», lässt sich vielleicht auch in diesem Sinne deuten, da ich wenigstens von solchen eigenen umhüllenden Scheiden nichts aussagen kann.

›hanten, habe ich beim Menschen auch annähernd nicht gesehen. Meist rcten die Fortsätze ziemlich allmälich aus den Zellen hervor, sind ınfänglich ziemlich dick, aber äusserst zart und blass. Sehr häufig heilen sich die Fortsätze in der granulösen Schicht in Aestchen bis :u der äussersten Feinheit, welche mitunter sehr zahlreich aus einem :inzelnen Fortsatz hervorgehen. Auch an diesen nach aussen gerichcten Fortsätzen bemerkt man mitunter Varicositäten, jedoch, wie mir ;cheint, nicht so markirt als an den Fortsätzen, welche zum Sehnerven ;chen. Weiterhin sind die Fortsätze meist abgerissen oder ihre Aesthen verlieren sich so in dem Gewirre der granulösen Schicht, dass nan sie nicht mehr verfolgen kann, oder endlich sie gehen deutlich lurch die genannte Schicht hindurch zur innern Körnerschicht. In nanchen Fällen gelingt es dann, ein einzelnes Korn mit dem Fortsatz :iner Zelle in Zusammenhang isolirt zu beobachten, aber in nicht venigen Fällen sieht man auch, dass ein solches Korn, einer Radialaser angehörig, sammt dieser bloss an der Zelle mit ihrem Fortsatz :ng anliegt, vielleicht verbunden ist. Jedoch glaube ich, wie erwähnt, nich auch von dem wirklichen Zusammenhang der Körner mit den 'ellen überzeugt zu haben. Nicht selten haften an den Fortsätzen noch :leine Partikelchen der granulösen Substanz, und man sieht feine Lestchen in dieselben sich erstrecken. Solche Präparate sind namentıch instructiv, wenn zugleich der stark varicöse Fortsatz zum Sehıerven erhalten ist. Man sieht dann besonders öfters eine Form der 'ellen, wie in Fig. 20 *a*. Unter einem rechten Winkel gegen die Sehıervenfaser kommen Fortsätze hervor, welche sich sogleich in der graıulösen Substanz vertheilen, welcher die Zelle dicht angelegen hatte. Lndere Male sind diese nach aussen gehenden Fortsätze sehr lang, ehe ie sich in feinere Fädchen auflösen, die Zelle geht ganz allmälich in len Fortsatz, wie eine Keule in den Stiel über. Solche Formen findet nan namentlich an den Stellen, wo viele Reihen von Zellen über :inander liegen, und zwar sind es die Zellen, welche weit nach innen ;elegen sind, deren Fortsätze also erst zwischen den übrigen hindurchreten müssen, ehe sie die granulöse Schicht erreichen. Die äussersten 'ellen an solchen Stellen lassen dagegen bisweilen eine Form erkennen, vie sie Fig. 20 c dargestellt ist. Ein langer varicöser Fortsatz (Sehıerven-Faser) tritt vom innern Pol her an die Zelle, während am iussern Pol ein oder einige Fortsätze sogleich in die granulöse Schicht :intreten.

Der Zusammenhang der Körner mit den Zellen scheint an dem ;elben Fleck und seiner nächsten Umgebung der unmittelbarste zu ein, indem dort die Fortsätze ziemlich gerade durch die granulöse ›chicht hindurchtreten. Weiter von der Axe entfernt dagegen lösen ich die Fortsätze mehr in feinste Fäserchen innerhalb jener Schicht

auf, deren Zusammenhang mit den Körnern wahrscheinlich, aber noch weniger deutlich zu sehen ist. Was man in dieser Beziehung beobachten kann, spricht sehr dafür, dass nahe der Axe jede Zelle nur mit wenigen, theilweise wohl nur mit einem Korn in Verbindung steht, in den mehr peripherischen Gegenden dagegen mit mehreren. Es stimmt diess mit der angegebenen Vermehrung der Zellen gegen die Axe hin überein, und die Zunahme der inneren Körner in derselben Gegend lässt sich damit in Rücksicht auf jene Vermehrung ebenfalls in Einklang setzen. Ein ähnliches Verhältniss waltet wohl zwischen den inneren Körnern und den Elementen der äussern Körner- und Stäbchenschicht ob, indem in den mehr centralen Partien wenige, resp. eins der letztern, an peripherischen Stellen dagegen allemal mehrere auf je ein inneres Korn kommen. Es geht also wahrscheinlich um die Axe der Netzhaut jede Nervenfaser durch eine Zelle in eine oder wenige Endigungen über, während in den peripherischen Netzhautstellen eine immer vielfachere Theilung der Faser von den Zellen und inneren Körnern aus stattfindet[1]). Ich bemerke jedoch, dass meine jetzigen Erfahrungen hierüber noch nicht ganz ausreichend sind, und namentlich für das Maass der Theilung, welches an bestimmten Netzhautstellen sich findet, ein genauerer Nachweis geliefert werden muss, da mit dieser anatomischen Thatsache ohne Zweifel die relative Schärfe der Empfindung an verschiedenen Netzhautstellen zusammenhängt.

Von den Anastomosen der Ganglienzellenfortsätze, welche *Corti* beim Elephanten gefunden hat, habe ich mich beim Menschen noch nicht überzeugt; Bilder, welche eine Deutung der Art zuliessen, habe ich mehrmals bei Menschen und Thieren gesehen, aber nicht in unzweifelhafter Weise. Ich bin jedoch weit entfernt, behaupten zu wollen, dass solche Anastomosen nicht auch beim Menschen vorkämen.

5. Schicht der Sehnervenfasern.

Die Bündel des Sehnerven gehen, von eigenen Scheiden getrennt, als solche bloss bis gegen die Lamina cribrosa hin, welche, zum grössten Theil eine Fortsetzung der innersten Schichten der Sklerotika und der sogenannten Suprachorioidea, den Sehnerven in querer, meist etwas nach aussen gewölbter Richtung durchsetzt. Wo die Sehnervenfasern nach dem Durchtritt durch die Lamina cribrosa die engste Stelle des trichterförmigen Kanals, durch welchen sie in den Bulbus gelangen

1) Auch *Kölliker* (Mikroskop. Anat., II, 699) glaubt zu finden, dass die nach aussen gerichteten Fortsätze der Nervenzellen da, wo die Lage derselben dick ist, einfach sind, an anderen Orten dagegen mehrfach und verästelt.

erreicht haben, und damit so ziemlich im Niveau der Innenfläche der Chorioidea angekommen sind, bilden sie einen fast gleichförmigen Stamm, welcher sich sogleich nach allen Seiten an die Innenfläche der übrigen Retina umlegend, in eine membranöse Schicht übergeht, die fast an der ganzen Ausdehnung der Retina continuirlich ist. In dieser membranösen Ausbreitung ist die Fasermasse alsbald von der Eintrittsstelle aus wieder in Bündel getheilt, aber diese Bündel, welche *Bowman* Fig. 14 abbildet, und *Kölliker* (Gewebelehre, S. 603) näher beschrieben hat, sind zahlreicher als die im Sehnervenstamm, nicht von eigenen Scheiden getrennt, sondern bloss durch die zwischen ihnen zur Mb. limitans ziehenden Radialfasern, endlich bilden sie sehr häufig durch Faseraustausch zahlreiche Plexus, welche durch Interstitien getrennt sind. Diese letzten sind im Hintergrund des Auges sehr schmal, so dass sie von der Innenfläche der Retina betrachtet, als kürzere oder längere, fast lineare Spalten erscheinen; dagegen gehen sie durch die ganze Dicke der Nervenschicht hindurch oft ganz senkrecht, und in denselben liegen Reihen von inneren Enden der Radialfasern, wie diess *Kölliker* (a. a. O. S. 605) angegeben hat. In der Nähe des Sehnerveneintritts fand ich die Abstände dieser Spalten, also die Breite der Bündel 0,01 — 0,04 meist 0,02 Mm. Gegen das peripherische Ende der Retina, wo die sparsamen Nervenbündelchen weitmaschige, aber doch meist spitzwinklig angeordnete Plexus bilden, werden diese Interstitien viel breiter und es liegen oft nicht nur zahlreiche Radialfaserenden neben einander, sondern auch Nervenzellen in denselben (s. Fig. XIV der Retinatafel bei *Ecker*). Die Unterbrechung der Schicht am gelben Fleck soll nachher erörtert werden.

Mit dem Verlust der Scheiden um die einzelnen Bündel erleidet der Sehnerve eine andere Veränderung: seine Fasern werden blass. Wo die Masse des Sehnerven aus der Lamina cribrosa in die Höhle des Augapfels tritt, ist sie nicht mehr weiss, sondern durchscheinend, wiewohl die Nervenschicht unter den Schichten der Retina die wenigst vollkommene Pellucidität besitzt. Es haben also die Nervenfasern vor dem Eintritt in den Bulbus die dunkeln Contouren verloren und erscheinen nun fast homogen, sind aber bekanntlich gleichwohl in hohem Grade geneigt, rasch varicös zu werden. Diese blassen Fasern erklärte *Bowman* (On the Eye, 81) für blosse Axencylinder ohne Marksubstanz, wie diess auch *Remak* neuerdings that, während *Kölliker* aus ihrem etwas stärkern Lichtbrechungsvermögen und dem häufigen Vorkommen von Varicositäten auf einen theilweise halbflüssigen Inhalt schliessen möchte. Axencylinder und Rindensubstanz habe ich allerdings, so viel ich weiss, wie *Kölliker* in der Retina des Menschen nie getrennt gesehen, dagegen sehr deutlich an der Retina des Kaninchens, so weit die Fasern dort noch dunkelrandig sind (siehe

Fig. 23) [1]. An den blass gewordenen Fasern macht bei Menschen und Thieren wohl ohne Zweifel der Axencylinder den grössten Theil der Faser aus, während die Markscheide sich rascher oder allmälicher bis zur Unmerklichkeit verliert. Der Durchmesser der Fasern ist auch beim Menschen sehr verschieden, von äusserster Feinheit bis zu 0,004 Mm. Beim Ochsen fand ich einzelne noch stärkere.

Ob die verschiedene Dicke der Fasern hier mit einer wesentlichen functionellen Verschiedenheit in Zusammenhang steht, ist wohl gegenwärtig noch nicht zu sagen. *Pacini* nahm mit *Mandl* weisse und graue Fasern des Sehnerven an, von denen die letzteren in die granulöse Schicht gehen sollten. Eine solche Unterscheidung der Fasern im Sehnerven lässt sich aber nicht beobachten und dieselben gehen alle zunächst in die hier betrachtete Schicht an der Innenfläche der Retina über. Hingegen erscheint es recht wohl möglich, dass physiologisch verschiedene Fasern in die Retina treten, wenn man an die von *Arnold* beschriebenen Fibrae arcuatae des Chiasma denkt, so wie an die Beobachtungen von *Corti*, welche durch Anastomosen der Zellen, vielleicht auch Zusammenhang einer Faser mit mehreren Zellen, oder mehrerer Fasern mit einer Zelle eine bedeutende Complication der Verhältnisse anzudeuten scheinen. Bis jetzt jedoch sind qualitative Verschiedenheiten unter den Sehnervenfasern noch nicht anatomisch nachgewiesen.

Sehr merkwürdig ist die Art, wie der Verlauf der Nervenfasern an der Innenfläche der Retina geordnet ist. Bei den bisher betrachteten Wirbelthieren und bei den meisten Säugethieren (mit einzelnen Ausnahmen, als Affen, Kaninchen) ist der Verlauf der Nerven, so viel bis jetzt bekannt ist, ein von der Eintrittsstelle des Sehnerven aus radial geordneter. Diese im Wesentlichen geradlinige Ausstrahlung geht nach allen Seiten und es entsteht nur durch die excentrische Insertion des Sehnerven bisweilen in sofern eine gewisse Unregelmässigkeit an einzelnen Partien der Peripherie, als dort die Fasern nicht senkrecht, sondern unter mehr oder weniger schiefen Winkeln gegen die Ora serrata anlaufen. Die Eigenthümlichkeit des Nervenverlaufs beim Menschen hängt wesentlich mit der

[1]) *Pacini*, S. 27, schreibt das bekannte weisse Ansehen der Umgebungen der Eintrittstelle bei Kaninchen der plexusartigen Anordnung der Fasern zu. Die letztere ist zwar, wie man mit dem Augenspiegel bei starker Vergrösserung viel schöner sieht als mit dem Mikroskop, an der fraglichen Stelle in ausgezeichneter Weise vorhanden, so dass sich sogar Bündel kreuzen, aber die weisse, resp. undurchscheinende Beschaffenheit rührt offenbar daher, dass die Nerven hier innerhalb des Bulbus ihre dunkelrandige Markscheide eine Strecke weit behalten, und zwar vorwiegend in zwei Richtungen, welche Deutung auch schon *Bowman* gegeben hat.

Anwesenheit des gelben Flecks zusammen, und *Michaëlis* hat davon bereits eine Beschreibung gegeben, hinter welcher die meisten seiner Nachfolger zurückgeblieben sind, und die in den meisten Punkten nur zu bestätigen ist [1]). Dieser Faserverlauf lässt sich, wie ich glaube, auf einen doppelten Zweck zurückführen; erstlich wird dadurch dem gelben Fleck eine grössere Menge von Fasern zugeführt, als bei einfach radialer Anordnung der Fall wäre, und dann gehen über jenen Fleck keine Fasern hinweg, welche für andere Retinatheile bestimmt sind, vielmehr verlieren sich (endigen) darin alle Faserzüge, welche überhaupt an ihn gelangen, und diess geschieht im Allgemeinen, indem sie von der Peripherie des Flecks zum Centrum verlaufen, so dass über letzteres gar keine Fasern hinweggehen [2]). Es ist nämlich der Verlauf der Sehnervenfasern von der Eintrittstelle aus nur an der innern, kleinern Seitenhälfte jeder Retina ein einfach radialer, während an der grössern äussern (Schläfen-) Seite, die Gegend der Axe mit inbegriffen, die Fasern meist in Bogen verlaufen, welche ihre concave Seite gegen eine Linie kehren, die man von der Mitte des Opticuseintritts durch die Mitte des gelben Flecks horizontal nach aussen führen kann. Gegen diese Linie sind der ober- und unterhalb gelegene Theil der Faserung in gleicher Weise gelagert, und es findet kein Austausch von Faserbündeln über jene Linie weg statt. Die Fasern, welche oben und unten zunächst an der Linie liegen, gehen in gerader Richtung zum innern Ende des gelben Flecks, wo sie sich verlieren. Die nächsten Züge zeigen eine geringe Concavität gegen jene Linie und treten etwas von oben und unten her an die innere Partie des gelben Flecks. Weiterhin wird die Krümmung der Fasern immer stärker, indem sie zugleich den Rand des Flecks immer weiter aussen erreichen. Die Fasern, welche an diesen Rand erst jenseits der Mitte desselben gelangen, laufen dort in einer stärkern Krümmung gegen einander, als sie von der Eintrittstelle ausgegangen waren, und manche gehen fast gerade von oben und unten gegen

[1]) Prof. *Kölliker* hat mir eine Schrift von *W. Clay Wallace* (The accommodation of the eye. New-York 1850) mitgetheilt, worin der Faserverlauf der Retina ziemlich gut wiedergegeben ist, abgerechnet, dass die Fasern auch an der vom gelben Fleck abgewendeten Seite bogig verlaufen, was ich nicht gesehen habe. Der Verfasser sagt: Die Fasern beginnen zum Theil am Foramen Sömmeringii, und die zunächst dem Sehnerven gelegenen verlaufen fast gerade, während die entfernteren um die inneren herumgehen wie horizontal gestellte Fragezeichen, welche sich gegenüberstehen, und derselbe gibt an, diese Anordnung der Fasern bei Menschen und Quadrumanen 1834 entdeckt zu haben.

[2]) Ich verweise in Bezug auf bildliche Darstellung dieser Verhältnisse auf die von *Kölliker* und mir bearbeitete Retina-Tafel in *Ecker's* Icones; Fig. VI.

einander, woran man besonders sieht, wie diese äussere Hälfte des gelben Flecks mit einer entsprechend grossen Menge von Fasern versehen werden soll, ohne dass diese über die innere Hälfte hinweggehen dürfen. Die folgenden Faserzüge gehen in immer grösseren Curven um den gelben Fleck herum, um sich jenseits desselben gegen die horizontale Scheidelinie hin zu begeben, aber je weiter nach aussen in um so weniger steiler Richtung, so dass eine Strecke vom gelben Fleck entfernt die oberen und die unteren Bögen nur mehr in sehr spitzigen Winkeln gegen einander treten und schliesslich jene Linie unmerklich wird. An diesen weiter aussen gelegenen, grösseren Bögen ist dann umgekehrt der Anfangstheil mehr gekrümmt, während sie schliesslich in immer geraderer Richtung ausstrahlen. Je entfernter die Faserzüge um die Axe hinziehen, um so mehr sieht man sie divergirend sich ausbreiten, so dass sie offenbar eine um so grössere Fläche mit Fasern versehen. Die meisten der gekrümmten Faserzüge erreichen den am weitesten von der Horizontallinie entfernten Punkt ihres Verlaufs, ehe sie der Mitte des gelben Flecks gegenüber angekommen sind. In einem Auge erreichten die Fasern, welche sich 0,46 Mm. über jene Horizontallinie erhoben hatten, dieselbe schon 0,35 Mm. ausserhalb der Mitte des gelben Flecks, Fasern, welche sich 0,8 erhoben hatten, kamen schliesslich auch 0,8 Mm. an jenem Mittelpunkt an. Solche Züge dagegen, welche bis zu 1,1 von der Horizontallinie abgewichen waren, erreichten dieselbe erst 1,8 Mm. von der Mitte des gelben Flecks nach aussen. Dieser gekrümmte Verlauf betrifft mehr als die Hälfte aller Fasern, wenigstens sieht man nicht nur die Fasern, welche an der Eintrittstelle selbst gerade nach oben und unten liegen, alsbald sich noch ziemlich weit von dieser Richtung nach aussen krümmen, sondern auch Fasern, welche anfänglich etwas gegen die innere (Nasen-) Seite gerichtet waren, wenden sich weiterhin mehr nach aussen, und es kann diess bei der excentrischen Lage des Sehnerven nicht Wunder nehmen, wenn nämlich die innere und äussere Retinahälfte (von der Axe an gerechnet) einen gleichen Werth haben, also wohl eine gleiche Menge Fasern erhalten sollen. Durch den angegebenen Verlauf der Fasern ist es eher möglich zu bestimmen, welche Mengen von Fasern zu bestimmten Gegenden der Netzhaut sich begeben, als diess bei einfach radialer Anordnung der Fall sein würde, und einige in dieser Richtung bereits angestellte Messungen lassen mich glauben, dass fortgesetzte Untersuchungen unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Dicke der Nervenschicht zu ziemlich genauen quantitativen Angaben führen können. So viel ist jetzt schon mit Sicherheit zu sagen, dass je die dem Axenpunkt näher gelegenen Gegenden eine grössere Menge von Fasern erhalten als die entfernteren, und zwar in einem so bedeutenden Grade, dass z. B. etwa ein Viertheil sämmtlicher

Opticusfasern dem gelben Fleck und seiner nächsten Umgebung angehört.

Mit dem Verlauf der Nervenfasern steht in innigem Zusammenhang die Dicke der Schicht an verschiedenen Stellen. Es ist bekannt, dass diese an der Eintrittstelle am grössten ist, und ich habe an senkrechten Schnitten, welche sich bis in jene erstreckten, die Nervenschicht 0,3 Mm. dick gefunden, wo noch die übrigen Schichten der Retina vollkommen entwickelt waren und am äussersten Rande, wo diese eben aufhörten, betrug einige Male die Dicke der Nervenschicht bis zu 0,4 Mm. Man sieht an solchen Schnitten aber auch sehr deutlich, dass in der allernächsten Umgebung der Eintrittstelle die Dicke der Schicht am raschesten abnimmt, wie diess, abgesehen von den Faserendigungen, nach mathematischen Gesetzen natürlich ist, und 2—3 Mm. von der Eintrittstelle gegen die innere Seite des Auges hin beträgt sie nicht mehr 0,1 Mm. Weiterhin nimmt dann die Schicht immer mehr ab, bis einige Mm. vor der Ora serrata die Lücken zwischen den Nervenbündeln so gross werden, dass man an vielen Schnitten gar keine Nerven mehr wahrnimmt, sondern nur die inneren Enden der Radialfasern, zwischen denen da und dort einzelne Bündelchen verlaufen. Die Schicht, in welcher dieselben vorkommen, beträgt noch etwa 0,02 Mm., aber es kann diess nicht als Dicke der Nervenschicht bezeichnet werden, da die Nerven nur den geringsten Theil davon ausmachen. Eine solche regelmässige Abnahme der Nervenschicht findet sich aber nur an der von der Eintrittstelle nach innen gehenden Faserung. An dem nach aussen gerichteten Theile bedingt der gelbe Fleck eine Abweichung. Eine ähnliche allmäliche Abnahme der Dicke der Schicht zeigt sich nämlich hier nur, wenn man den Bündeln folgt, welche in Bögen um den gelben Fleck verlaufen. In gerader Richtung von der Eintrittstelle her aber, so wie von oben und unten her nimmt die Dicke der Schicht am gelben Fleck sehr rasch ab, und in dessen mittlerer Partie existirt, wie neuerlich namentlich von *Kölliker* geltend gemacht wurde, eine continuirliche Schicht von Nervenfasern an der innern Oberfläche nicht, indem sie zwischen die Zellen sich verlieren. Ebenso ist die Dicke der Nervenschicht eine sehr geringe längs der eben erwähnten Linie, welche von dem gelben Fleck horizontal nach aussen geht. So fand ich auf dieser Linie 4 Mm. vom Axenpunkte nur wenige Nervenfasern, während ebenso weit nach oben oder unten von der Axe noch eine nicht unbeträchtliche Nervenschicht existirt.

Diese Thatsache, dass die Dicke der Nervenschicht gegen den gelben Fleck zu abnimmt, trotz dem, dass die Fasern fast von allen Seiten nach ihm hinlaufen, zeigt auch am deutlichsten, dass eine wirkliche Endigung der Fasern, nicht bloss eine allmäliche Verdünnung der Nervenschicht durch Ausbreitung über eine grössere Fläche stattfindet,

wie auch bereits *Michaëlis* bemerkt hat, dass die Verdünnung eine stärkere ist, als durch die Kugelgestalt des Auges erklärt wird. Da von einer andern Endigungsweise der Nerven nichts zu bemerken ist, am wenigsten etwa von Schlingen, dagegen der Uebergang vieler Fasern in Nervenzellen feststeht, so darf man diesen wohl für alle Nervenfasern mit Wahrscheinlichkeit annehmen und die Frage nach der Endigungsweise der Nerven fällt mit der nach der Endigung der Nervenzellen-Fortsätze zusammen, und diese glaube ich nach dem oben Erörterten in den äusseren Schichten der Retina suchen zu müssen.

6. Begrenzungshaut.

Diese gewöhnlich nach *Pacini* als Membrana limitans bezeichnete, bereits von *Gottsche* und *Michaëlis* als innere seröse Haut deutlich angegebene Schicht folgt in der Regel der Retina, wenn man sie vom Glaskörper ablöst, und scheint über die ganze Innenfläche der Retina ausgebreitet zu sein. Man erkennt sie sowohl auf senkrechten Schnitten als einen ganz schmalen, scharf begrenzten Streifen an der Innenfläche der Retina, wie auch von der Fläche, wenn einzelne Fetzen derselben losgetrennt sind. Im letztern Falle stellt sie sich meist als ein structurloses, höchstens leicht gestreiftes Häutchen dar, welches manchmal, namentlich in den hinteren Partien des Auges auf beiden Seiten ganz glatt erscheint. Andere Male findet man auf der äussern Seite Unebenheiten, und man überzeugt sich, dass die Begrenzungshaut mit den inneren Enden der Radialfasern in innigem Zusammenhange steht. Diese von mir (Würzb. Verhandl., 1853) angegebene Thatsache wurde seither von *Kölliker* und *Remak* (Med. Centr.-Ztg., 1854, 1) bestätigt [1]). Am leichtesten gelingt der Nachweis in den peripherischen Theilen der Netzhaut, wo Limitans und Radialfasern an Stärke zunehmen. Man erhält dort durch Zerreissen grössere Stücke der Membran, aus deren äusserer Fläche die radialen Fasern als konische Säulchen unmittelbar hervortreten, während alle übrigen Elemente der Netzhaut entfernt sind. Diess scheint *Michaëlis* gesehen

[1]) Ebenso von *Vintschgau* a. a. O. Ich hatte in der erwähnten Notiz zwar nur gesagt, dass die Radialfasern in eine structurlos-areolirte Membran an der Innenfläche der Netzhaut übergehen, glaubte diese aber mit der Begrenzungshaut für identisch halten zu dürfen, wie denn auch *Schauenburg* (Ueber den Augenspiegel, 1854) bereits erwähnt, den Zusammenhang der Limitans mit den Radialfasern bei mir gesehen zu haben. *Remak*, welcher, ohne meine bezügliche Angabe zu kennen, den Zusammenhang der Radialfasern mit der Limitans beobachtet hat, sagt sogar, dass jene mittelst ihrer Erweiterungen die Limitans bilden, was mir angesichts ihrer in vielen Fällen so leichten Trennbarkeit etwas zu viel gesagt zu sein scheint.

zu haben, wenn er sagt, dass er eine Menge kleiner Kügelchen mit einem Faden von verschiedener Länge in ziemlich regelmässigen Abständen an der innern serösen Haut der Retina gefunden habe (a. a. O. S. 16).

Von der Fläche betrachtet, zeigt die Ausstrahlung der Radialfasern in die Limitans ein areolirtes Ansehen, und ich glaubte, wie Professor *Kölliker,* hie und da Kerne dort zu bemerken. Man kann von dem fraglichen Zusammenhang, wie erwähnt, durchaus nicht überall sich überzeugen, doch habe ich auch aus dem Hintergrund des Auges einige Male dünne senkrechte Schnitte erhalten, an denen die Limitans als ein schmaler Saum mit den Radialfasern in fester Verbindung blieb.

Von der Anwesenheit eines Epithel an der Begrenzungshaut habe ich mich nie überzeugt und glaube, dass die kugeligen Körper, welche man so häufig beobachtet, Zersetzungsproducte, sogenannte Eiweisstropfen oder Hyalinkugeln sind, so wie auch wohl die inneren Enden der Radialfasern für Zellen gehalten worden sind.

Es sind nun noch die Radialfasern zu betrachten, welche den grössten Theil der Netzhaut senkrecht auf ihre Oberfläche durchziehen. *Kölliker* hat zuerst gezeigt, dass dieselben in analoger Weise bei Menschen vorhanden sind, wie ich sie bei Thieren beschrieben hatte und von ihren speciellen Verhältnissen bei Menschen eine ausführlichere Darstellung gegeben, wozu ich (Würzb. Verhandl. a. a. O.) einige Zusätze machte.

Die Radialfasern erstrecken sich auch bei Menschen von der Innenfläche der Netzhaut durch die Schicht der Nervenfasern, der Ganglienzellen und der granulösen Masse hindurch in die innere Körnerschicht, um dort in eine der kleinen Zellen überzugehen, von welcher dann eine Fortsetzung weiter zu den äusseren Schichten gelangt. Man kann daher jene Zelle auch als eine kernhaltige Anschwellung der Radialfaser bezeichnen und danach an der letztern einen innern und einen äussern Theil unterscheiden. Das innere Ende der Radialfasern erscheint, wenn sie isolirt sind, im Profil gewöhnlich zu einem dreieckigen, scharf abgesetzten Körperchen angeschwollen, welches der optische Ausdruck eines Kegels ist. Derselbe ist bald spitz, bald stumpf, bisweilen schief abgeschnitten und seine Basis häufig nicht genau rund, wie man beim Rollen sieht. Bisweilen sind solche kegelförmige Enden benachbarter Fasern mit einander verschmolzen (s. Fig. 26 *f*). Andere Radialfasern gehen an ihren inneren Enden, wie auch *Kölliker* angegeben hat, statt in einen einfachen Kegel, in mehrere Aeste aus, welche ohne Regelmässigkeit nach verschiedenen Seiten hin etwas divergiren (Fig. 26 *b, d*). Gegen die Theilung zu ist die Faser öfters etwas dicker, auch die Aeste sind zum Theil ungleich, auch dicker

als die Faser selbst, und namentlich ihre Enden bilden nicht selten Anschwellungen, welche die beschriebenen einfach kegelförmigen Enden der Fasern in kleinerem Maassstab wiederholen. Solche Fasern mit getheilten inneren Enden kommen vorzugsweise im Hintergrund des Auges gegen den gelben Fleck hin vor und sie werden dort allmälich so fein, dass sie schwer wahrnehmbar sind. Im gelben Fleck endlich sind diese inneren Enden der Radialfasern nicht zu finden, wie ich a. a. O. angegeben habe, und *Remak* (Allgem. Med. Centr.-Ztg., 1854), so wie *Kölliker* bestätigen. Im Gegensatz dazu steht, dass die Masse dieser innern Partie der radialen Faserung gegenüber den anderen Bestandtheilen der betreffenden Schichten immer mächtiger wird, je mehr man sich dem vordern Ende der Retina nähert. Die Nerven-Fasern und Zellen haben streckenweise ganz den stark entwickelten Radialfasern Platz gemacht und sogar die granulöse Schicht hat durch die Masse der letzteren ihre zart moleculäre Beschaffenheit zum Theil verloren. Hier ist denn auch der oben erwähnte Zusammenhang der Fasern mit der Limitans am deutlichsten zu erkennen, und zwar so, dass auch an mehrfach zerrissenen und gezerrten Stücken beide fest an einander haften und unmittelbar in einander überzugehen scheinen. Dabei gelingt es häufig schwer, die einzelnen Fasern zu isoliren, indem sie unter sich zu unregelmässigen Bündeln und Platten vereinigt sind. Dieser innige und feste Zusammenhalt ist um so auffallender, wenn man berücksichtigt, wie leicht anderwärts die einzelnen Fasern sich vollkommen glatt mit ihrer Basis von der Limitans ablösen, und der Augenschein ist so sehr dagegen, an letzteren Stellen einen andern Zusammenhalt als ein unmittelbares Aneinanderliegen der fraglichen Theile anzunehmen, dass man wohl ein etwas verschiedenes Verhalten der inneren Enden der Radialfasern je nach der Localität statuiren muss.

Es ist selbstverständlich, dass die Höhe des innern Theils der Radialfasern, bis zu der Anschwellung im Bereich der innern Körnerschicht, bedeutend wechselt nach der Entfernung der letztern von der Limitans, und diese Entfernung ihrerseits wird wieder besonders durch die verschiedene Dicke der Nervenschicht influenzirt. Es sind also in der Umgebung des Sehnerveneintritts die Radialfasern viel länger als gegen die Peripherie, indessen sind sie unmittelbar an jenem überhaupt nicht in grosser Menge vorhanden. Ausserdem ist die Anordnung der Radialfasern durch die der Nervenfasern insofern bedingt, als jene vorzugsweise die Lücken einnehmen, welche die plexusartig sich verbindenden Bündel des Sehnerven zwischen sich lassen. Im Hintergrund, wo stärkere Nervenbündel von sehr verlängerten, spaltförmigen Lücken durchbrochen sind, bilden die Radialfasern Längsreihen in der Richtung des Nervenverlaufs. Dadurch präsentiren sie sich auf Längs- und Querschnitten verschieden. Macht man senkrechte Schnitte quer

auf die Richtung der Nerven, so erscheinen die Radialfasern mit einer gewissen Regelmässigkeit von Stelle zu Stelle als säulenartige Büschel, in deren Interstitien die Querschnitte der Nervenfasern als grössere und kleinere Punkte sichtbar sind (s. *Ecker*, Icones, Fig. III). Fertigt man dagegen einen Schnitt nach der Längsrichtung der Nervenfasern an, so erscheinen die der Länge nach oder unter sehr spitzigem Winkel getroffenen Nervenfasern streifig, und auf gewisse Strecken sieht man kaum eine Spur von Radialfasern zwischen denselben, während jene an anderen Stellen eine dicht neben der anderen zwischen den Nervenfasern hindurchstreben, je nachdem man ein Nervenbündel oder eine spaltförmige Lücke getroffen hat (s. Fig. 16). Bei Ansicht der Netzhaut von der innern Fläche gibt diess Verhältniss ein eigenthümliches Bild, wie *Kölliker* schon beschrieben hat. Bei schwacher Vergrösserung sieht man die Reihen der Radialfaser-Enden wie feine Striche zwischen den Nervenbündeln, bei starker Vergrösserung dagegen erscheinen dieselben zu stern- und netzartigen oder streifigen Figuren geordnet. Weiter gegen die Peripherie der Retina, wo die Lagerung der Nerven in dichten Längsbündeln sich verliert, wird auch die Anordnung der Radialfasern eine weniger regelmässig streifige, wie man sowohl von der Fläche als auf senkrechten Schnitten erkennt, wo der Unterschied zwischen Längs- und Querschnitten nicht mehr so markirt ist.

Eine grössere oder kleinere Strecke vor der Ora serrata habe ich bei Menschen nicht selten eine sehr eigenthümliche Veränderung gefunden, welche ich bei Thieren bisher nicht in dem Grade bemerkt habe. Es sammelt sich nämlich eine grosse Menge von Flüssigkeit in der innern Schicht der Netzhaut an, welche neben sparsamen Nervenfasern und Ganglienkugeln vorzugsweise aus den inneren Partien der Radialfasern besteht. Dadurch wird die Dicke der Retina sehr bedeutend vergrössert und die Radialfasern der Länge nach gezerrt. Diese bilden Säulen, welche durch Hohlräume getrennt sind, wie die Pfeiler eines Gewölbes, und sich von der Limitans weg zuerst verdünnen, um nachher wieder aus einander zu strahlen, wo sie in die äusseren Schichten der Retina eindringen. Auf senkrechten Schnitten entstehen zierliche Arkaden von beträchtlicher Höhe, über denen die äusseren Schichten sich wie ein verziertes Deckengebälk ausnehmen. Manchmal sind diese Schichten einschliesslich der granulösen so wohl erhalten wie sonst, indem die Aufblähung ganz auf die innerste Schicht beschränkt ist; andere Male erstreckt sich jene in geringerem Grade bis zur Körnerschicht, oder endlich sie hat vorzugsweise ihren Sitz in der Zwischenkörnerschicht. Bisweilen liegen zwei oder drei Hohlräume über einander oder es ist die Anordnung der Schichten ganz unkenntlich geworden. Diese Gestaltung ist besonders auffallend an Netzhäuten, welche in erhärtenden Flüssig-

keiten gelegen waren, und obschon ich sie sowohl an Augen gefunden habe, welche keinen solchen ausgesetzt waren, als auch an solchen, welche sehr frisch in Chromsäure gelegt wurden, so glaube ich sie doch nur für eine Leichenveränderung halten zu müssen. Aber wie so viele andere Leichenveränderungen gibt auch diese einen Fingerzeig, dass die Partien, in welchen sie hauptsächlich zu Stande kommt, eben durch eine eigenthümliche Qualität der Sitz derselben werden. Die relative Menge der Radialfasern scheint hier das begünstigende Moment zu sein. Von der innern Fläche her betrachtet sind solche Stellen gewöhnlich durch ein reticulirtes Ansehen für das blosse Auge kenntlich gemacht; häufig erstreckt sich die Veränderung bloss über einen Theil des Umkreises der Retina, und unmittelbar vor der Ora serrata hört sie gewöhnlich wieder auf, wohl dadurch, dass dort die Aufblähung des Gewebes weniger leicht geschieht [1]).

Eines der wichtigsten Momente ist, besonders wenn es sich um die Bedeutung der Radialfasern handelt, mit welchen anderen Elementen dieselben etwa continuirlich sind? Nachdem ich die Radialfasern bei allen Wirbelthierclassen aufgefunden hatte, lag der Gedanke an einen directen Uebergang der Nervenfasern in jene, etwa durch Umbiegung, sehr nahe, und in der That hoffte ich anfänglich einen solchen nachweisen zu können; da diess jedoch nicht gelang, liess ich die Sache dahingestellt sein. Auch *Kölliker* neigte sich nach Untersuchung der menschlichen Retina sogleich jener Annahme zu, war jedoch ebenfalls nicht im Stande, die Vermuthung zur Gewissheit zu erheben. Später (Würzb. Verhandlungen, S. 96) habe ich mich auf Grund weiterer Untersuchungen, namentlich an menschlichen Augen bestimmt gegen die Annahme einer directen Fortsetzung der Opticusfasern ausgesprochen. Es schien mir diess aus der Beobachtung des Zusammenhangs der inneren Radialfaser-Enden mit der Limitans, ferner aus dem Mangel jener im gelben Fleck und ihrer Zunahme gegen die Peripherie der Retina, endlich aus dem immer mehr constatirten Zusammenhang der Nerven mit den Ganglienkugeln hervorzugehen, und ich glaubte somit die radiär gestellten Elemente nicht alle als gleichwerthig ansehen zu dürfen, sondern einen Theil derselben, und zwar die innere Partie der Radialfasern als verschieden von anderen nervösen Elementen betrachten zu müssen, welche, wie ich damals nur für wahrscheinlich hielt, wesentlich die Verbindung der äusseren Schich-

[1]) Die Beschreibung und Abbildung, welche *Hannover* (Das Auge, S. 98) von den Platten gibt, welche er in der Retina zweier colobomatöser Augen neben der Raphe fand, hat mir die Vermuthung rege gemacht, es möchten dieselben durch die oben beschriebene eigenthümliche Beschaffenheit der Retina erzeugt worden sein. Es ist dann demungeachtet das Vorkommen gerade an den Seiten der Raphe von Interesse.

ten mit den Nerven bewerkstelligten. Bald darauf hat auch *Remak* die von mir angegebenen Thatsachen (Zusammenhang der Radialfaserenden mit der Limitans, aber nicht mit Nerven, Fehlen derselben am gelben Fleck) bestätigt, und die Radialfasern vermuthungsweise als bindegewebig-elastischen Stützapparat der Retina bezeichnet. Hiermit lässt sich meine Anschauungsweise für die inneren Enden der Radialfasern wohl vereinigen, denn ich glaube letztere für einen Theil der im Gegensatz zu den nervösen Elementen indifferenten Substanz der Retina, einer Art von Bindesubstanz halten zu müssen [1]). Dagegen glaubte ich weder früher, noch jetzt eine Verbindung der Radialfasern mit anderen Elementen, welche als nervös zu betrachten sind, ganz leugnen zu müssen, wie diess *Remak* thut, sondern das Verhältniss scheint mir nur weniger einfach, als ich es anfangs bei Wirbelthieren und *Kölliker* beim Menschen vermuthet hatte. Was zuerst den hier zunächst berücksichtigten innern Theil der Fasern betrifft, so sieht man daran Folgendes, was auf einen Zusammenhang mit anderen Elementen gedeutet werden kann. Erstens bemerkt man manchmal, dass von den Radialfasern, wo sie durch die granulöse Schicht treten, ganz feine Fäserchen abgehen, die sich in jener verlieren, aber ich glaube nicht behaupten zu dürfen, dass dieselben irgend eine wesentliche Verbindung vermitteln. Ferner spricht der Anschein nicht selten sehr für eine Verbindung der Radialfasern mit den Nervenzellen. Namentlich aus der Gegend um den gelben Fleck habe ich öfters je eine Zelle mit einer Radialfaser so isolirt erhalten, dass sie zusammen herumschwammen. Es lag dabei die Faser der Zelle so dicht an, dass das Verhältniss sehr leicht für Continuität genommen, und somit das innere, hier meist getheilte, Ende der Radialfaser als ein Fortsatz der Zelle betrachtet werden konnte, während nach aussen zu einem der innern Körner ein anderer Fortsatz ging, von welchem bei seiner Blässe und Zartheit kaum zu sagen war, ob er als Radialfaser oder als gewöhnlicher Ganglienzellenfortsatz zu betrachten sei. Man könnte somit annehmen, dass eine Opticusfaser in eine Zelle überginge, von welcher einerseits Fortsätze nach aussen zu den Körnern gingen, andererseits ein Fortsatz gegen die Limitans, der etwa der Befestigung dienen könnte. Es würde diess an sich nicht so ganz fremdartig sein, da ja die Hüllen von Nerven-Zellen und Fasern offenbar nicht nur anatomisch und

[1]) Ueber die chemische Beschaffenheit der Radialfasern ist sehr schwer in's Reine zu kommen, da man dieselben im nicht erhärteten Zustand nicht leicht isolirt erhält. An Augen von Thieren, welche mehrere Stunden lang gekocht waren, konnte ich die inneren Theile der Radialfasern nicht darstellen, während an senkrechten Schnitten die Schichten der Retina sehr deutlich, ja viele Elemente, wie Nerven, Zellen, Körner, Zapfen, zum Theil sehr wohl erhalten und leicht zu isoliren waren.

chemisch, sondern auch functionell wesentlich von der eigentlichen Nervensubstanz verschieden sind, womit sie doch zu Elementartheilen verbunden sich vorfinden. Aber die obigen Beobachtungen scheinen mir so wenig wie die analogen bei Thieren über allen Zweifel festgestellt zu sein, denn es gelingt bisweilen erst mit Mühe, sich zu überzeugen, dass die Radialfaser vollständig an der Zelle, der sie nahe anliegt, vorbeigeht, und wenn es dann auch manchmal den Anschein hat, als ob ein Fädchen von der Radialfaser zu der Zelle oder zu dem nach aussen verlaufenden Fortsatz derselben ginge, und so die Continuität hergestellt würde, so wird bei der Subtilität der Objecte die grösste Vorsicht um so mehr nöthig sein, als das fragliche Verhältniss der Radialfasern und Zellen jedenfalls kein allgemeines ist, so dass etwa jede Zelle mit einer Radialfaser zusammenhinge und umgekehrt. Es geht diess, abgesehen von dem Mangel der directen Beobachtung, mit Bestimmtheit aus den von mir schon früher angegebenen Thatsachen hervor, dass am gelben Fleck, wo die grösste Menge der Zellen liegt, die inneren Enden der Radialfasern fehlen, während dagegen in der Peripherie der Retina die sehr zahlreichen Radialfasern zum Theil ziemlich weit von einer der dort sehr sparsamen Nervenzellen entfernt sind. Ausserdem hat in den meisten Fällen der ganze innere Theil der Radialfasern bis zu der innern Körnerschicht keineswegs das Ansehen von Ganglienzellen-Fortsätzen [1]). Ein weiterer Punkt endlich, auf welchen man geleitet wird, wenn man die Verbindung der Radialfasern mit den evident nervösen Elementen aufsucht, ist die Anschwellung derselben in der innern Körnerschicht. Da nämlich die inneren Körner (s. oben) zum Theil nicht bloss nach zwei Richtungen mit Fortsätzen versehen zu sein scheinen, liegt es nahe, anzunehmen, dass einer derselben unmittelbar oder mittelbar mit einem Ganglienzellenfortsatz zusammenhänge, einer aber den innern Theil der Radialfaser, ein anderer endlich den äussern Theil derselben darstelle [2]). Dieser letztere ist nun zuerst in seinem Verhalten zu den anderen Elementen zu betrachten.

Der äussere Theil der Radialfasern, welcher aus der kernhaltigen Anschwellung, die zur innern Körnerschicht gehört, unmittelbar hervorgeht, verhält sich an isolirten Fasern fast durchaus ganz

[1]) *Vintschgau* (a. a. O. S. 953) gibt an, dass die Radialfasern, wenn man sie von aussen her verfolgt, sich in verschiedene Aeste theilen, von denen einige sich mit den Zellen verbinden, andere zur Limitans gehen, mit der sie eng vereinigt sind. Allgemein ist jedoch ein solches Verhalten bestimmt nicht, und dann ist die Frage, ob die übrigen inneren Körner, welche nicht Anschwellungen von Radialfasern sind, keinen Theil an der Verknüpfung der Elemente haben sollen?

[2]) Für diese Ansicht hat sich *Kölliker* (Mikr. Anat., S. 697) ausgesprochen.

ähnlich wie bei anderen Wirbelthieren. Die Faser löst sich früher oder später in ein Büschelchen äusserst feiner Fäserchen auf, welche zwischen die äusseren Körner eindringen. Manchmal isoliren sich diese Fäserchen völlig, so dass sie frei auszulaufen scheinen; in der Regel aber haftet eine grössere oder kleinere Gruppe von äusseren Körnern daran, häufig genug noch mit ihren Stäbchen versehen, so dass die Faser mit Allem, was daran hängt, von der innersten Grenze der Retina bis zu der äussersten sich erstreckt und einer kleinen, dichten Dolde mit ihrem einfachen Stiel gleicht [1]). Die Zahl der Stäbchen und Zapfen, welche in den Bereich einer Radialfaser gehören, ist kaum zu bestimmen und scheint je nach den Gegenden der Retina bedeutend zu wechseln, dass aber nicht je von einem Stäbchen eine Radialfaser bis zur Limitans geht, sondern jene gruppenweise ansitzen, geht schon aus der Zahl der inneren Radialfaser-Enden hervor, welche vielmal geringer ist, als die der Stäbchen, während ihr Durchmesser häufig bedeutend grösser ist. Nicht einmal den Zapfen kommen vielleicht die inneren Radialfaser-Enden überall an Zahl gleich, wiewohl ich hierüber keine Messungen besitze. Dagegen ist, wie ich glaube, so viel sicher, dass in der Gegend des gelben Flecks, wo die inneren Körner an Zahl zunehmen, immer weniger Elemente der Stäbchenschicht zu einem innern Korn gehören, und wenn ich auch nicht behaupten will, dass dort je ein Stäbchen an einem innern Korn sitze, so scheint diess doch für die Zapfen zu gelten, wenn auch wohl nur in einer kleinen Ausdehnung. Dort sind jedoch die inneren Enden der Radialfasern wenig entwickelt oder fehlen. Was die Art der Verbindung der Radialfasern mit den äusseren Körnern betrifft, so kam mir öfters der Zweifel, ob nicht ähnliche Bilder an erhärteten Präparaten dadurch entstehen könnten, dass die feinsten Ausläufer der ersteren sich zwischen die letzteren verlieren ohne eigentliche Continuität, und für viele Fälle ist eine völlige Evidenz nicht zu geben, doch ist der Anschein an unzähligen Präparaten gewiss für eine wirkliche Continuität, und was die Fäden betrifft, welche in der Gegend des gelben Flecks von den inneren Körnern zu den Zapfen gehen, so scheint mir ein Zweifel kaum zulässig. Es würde auch keine Veranlassung zu einem solchen weiter gegeben sein, wenn der Zusammenhang der Radialfasern mit den Zellen direct oder durch Vermittelung der Fortsätze der letzteren zu den

[1]) *Hannover* hat besonders hervorgehoben, dass hier einige Nichtübereinstimmung zwischen meinen anfänglichen und *Kölliker's* späteren Angaben herrsche, und davon Veranlassung genommen zu erklären, dass er bloss *Kölliker's* Angaben berücksichtigen werde. Vielleicht würdigt er auch die gruppenweise Anordnung der Körner an einer Radialfaser seiner Aufmerksamkeit, wenn er erfährt, dass auch in diesem Punkte sich *Kölliker* jetzt meiner ursprünglichen Anschauungsweise anschliesst.

inneren Körnern (s. oben) hinreichend constatirt wäre. Es würde dann der äussere Theil der Radialfasern als weiterer Verlauf der Opticusfasern vermittelst der Ganglienzellen und inneren Körner erscheinen. Allein jenes Verhältniss der Radialfasern zu den Ganglienzellen ist mir nicht hinreichend sicher geworden und ich glaube, dass bei Lösung der Frage die Verhältnisse bei den verschiedenen Thieren eine besondere Berücksichtigung verdienen, indem allerdings nicht eine völlige Uebereinstimmung, wohl aber ein gewisser gemeinschaftlicher Grundtypus vorausgesetzt werden darf. Bei den niederen Wirbelthieren aber ist die Verschiedenheit zwischen den Anschwellungen der Radialfasern und den übrigen Elementen der innern Körnerschicht, welche nicht zu Radialfasern gehören, eine so auffallende, dass man wohl an eine verschiedene Bedeutung denken darf. Es wäre zwar denkbar, dass diejenigen unter den inneren Körnern, welche mit inneren Radialfaser-Enden in Verbindung stehen, dadurch in ihrer Form modificirt würden, aber es scheint diess nicht auszureichen, und es wäre auch die Hypothese möglich, dass die Anschwellungen der Radialfasern von den übrigen inneren Körnern wesentlich verschieden wären, indem etwa nur die letzteren direct mit den Fortsätzen der Ganglienzellen in Verbindung ständen, jene Anschwellungen aber entweder erst mit den übrigen Körnern zusammenhingen oder bloss dazwischen geschoben wären. Gegen das Letztere aber spricht wieder, dass gerade die Radialfaseranschwellungen in festerem Zusammenhang mit den Elementen der äusseren Schichten zu stehen pflegen, als die übrigen inneren Körner. Beim Menschen ist zwar so viel ersichtlich, dass nicht alle inneren Körner zugleich Anschwellungen von Radialfasern sind, welche bis zur Limitans einwärts gehen, und es ist mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei vielen Thieren bemerkenswerth, dass die letzteren in der Peripherie, die ersteren an der Axe überwiegen, aber die Aehnlichkeit der einen und der andern erschwert die Aufklärung ihres gegenseitigen Verhaltens noch mehr und ich habe daher besondern Werth darauf gelegt, mich von der Verbindung der Ganglienzellen mit den inneren Körnern in der Gegend des gelben Flecks, wo auch der Zusammenhang der Zapfen mit den inneren Körnern am deutlichsten ist, zu überzeugen, weil dieser Punkt jedenfalls der in physiologischer Beziehung wichtigste für die Faserung war, welche überhaupt in radialer Richtung die Retina durchsetzt.

Von Gebilden, welche nicht auf eine Schicht der Retina beschränkt sind, sind noch zu erwähnen die Blutgefässe. Senkrechte Schnitte erhärteter Präparate sind zugleich ein vorzügliches Mittel, um das Verhalten der Gefässe zu den verschiedenen Retinaschichten zu studiren. Es kann kein Streit mehr darüber sein, dass die Gefässe bei Menschen und Säugethieren nicht bloss, wie früher häufig behauptet wurde

(*Pacini, Brücke, Hannover*), an der Innenfläche der Retina ausgebreitet sind, sondern dass sie wirklich in deren Substanz eindringen, ohne jedoch, wie *Arnold* richtig angegeben hat, die äussersten Schichten zu erreichen. Die grösseren Stämme liegen von der Eintrittstelle der Vasa centralia aus zuerst auf und in der Nervenschicht, die weitere Ramification aber geschieht zu einem Theile allerdings in der letztern, vorwiegend aber, wie *Bowman* und *Kölliker* angegeben haben, in der Zellenschicht, und zwar finden sich in derselben nicht bloss Capillaren, sondern auch grössere Gefässe, welche namentlich an der Grenze der Nerven- und Zellenschicht oft weithin wagerecht verlaufen. Capillargefässe steigen ausserdem in die granulöse Schicht und bis zur äussern Grenze der innern Körnerschicht auf, in den äussersten Schichten aber, jenseits der Zwischenkörnerschicht, habe ich auch nie ein Blutgefäss gesehen. Stäbchen- und äussere Körnerschicht sind durchaus gefässlos. Die Ramificationsweise der Gefässe hat *Michaëlis* genau abgebildet, namentlich mit Rücksicht auf den gelben Fleck, über welchen kein grösseres Gefäss hinläuft. Es folgen die Stämme beiläufig dem Verlauf der Nervenbündel, während die Aeste oft weithin dieselben fast rechtwinklig schneiden. Hierdurch trifft es sich, dass man auf Schnitten, welche die Nerven quer treffen, nicht selten den Querschnitt eines Gefässstämmchens und den Längsschnitt eines davon abgehenden, weithin geradlinigen Astes sieht, was sich mit den wohl conservirten Blutkörperchen darin recht hübsch ausnimmt. Zu dem gelben Fleck treten von oben und unten her kleine Reiserchen, welche in seiner Peripherie ein Capillarnetz bilden, in der Mitte aber eine Stelle frei lassen. Auf einige physiologische Folgerungen aus dem Verhalten der Gefässe komme ich später zurück.

Eigenthümlichkeiten der menschlichen Retina an verschiedenen Stellen.

Bei Wirbelthieren aller Classen wie beim Menschen kommen Verschiedenheiten im Bau der Retina, je nach den Gegenden derselben, vor und es hängen dieselben einmal damit zusammen, dass die Sehnervenfasern von einer bestimmten Eintrittstelle aus sich über die Retinafläche ausbreiten, und dann damit, dass gewisse, meist mehr centrale Partien der Retina für das Sehen aus optischen Gründen überall eine grössere Bedeutung haben, als andere, namentlich die am meisten peripherischen. Bei den meisten Thieren lässt sich nicht nur die Abnahme der Nervenschicht von der Eintrittstelle aus, sondern auch der Ganglienzellen vom Hintergrund des Auges aus erkennen; ebenso ist ein Dünnerwerden der übrigen Schichten in der Regel

wahrzunehmen. Dazu kommen Abweichungen im Verhalten der Radialfasern, bei Vögeln in der Anordnung der farbigen Kügelchen u. s. w., wobei jedoch auch die bei Thieren vielfach abweichende Stellung der Augen als modificirendes Moment nicht ausser Acht zu lassen ist. Bei Menschen sind diese Verschiedenheiten besonders ausgeprägt durch die Texturverhältnisse des gelben Flecks in der Gegend der optischen Axe und analoge Abweichungen des feinern Baues finden sich ohne Zweifel auch bei Quadrumanen in dieser Gegend, da dieselbe nach *Wallace* u. A. wie beim Menschen durch gelbe Farbe und den eigenthümlichen Nervenverlauf ausgezeichnet ist. Neben anderen, zum Theil bei den einzelnen Elementen schon erwähnten Verhältnissen sind die einzelnen Gegenden der Retina charakterisirt durch einen bedeutenden Wechsel in der Dicke der ganzen Retina wie der einzelnen Schichten, welcher u. A. *Michaëlis* wohl bekannt war, doch scheinen die Verschiedenheiten im Allgemeinen nicht für so bedeutend gehalten worden zu sein, als sie wirklich sind. Auch hierfür sind Schnitte erhärteter Präparate ganz besonders instructiv; da es nicht allzu schwierig ist, Schnitte von ½ Zoll Länge und mehr anzufertigen, so kann man namentlich in der Gegend der Eintrittstelle und am gelben Fleck die beträchtlichsten Schwankungen in der Dicke der einzelnen Schichten an demselben Präparate Schritt für Schritt verfolgen.

Wenn man von der Eintrittstelle des Sehnerven ausgeht, so ist auf der vom gelben Fleck abgewendeten innern (Nasen-) Seite der Retina eine nach allen Richtungen ziemlich gleichförmige Abnahme der meisten Retinaschichten gegen die Peripherie zu bemerklich. Unmittelbar am Rand der Eintrittstelle ist namentlich die Nervenschicht von bedeutender Stärke, 0,3 bis zu 0,4 Mm., während die übrigen Schichten zusammen um ein Geringes niedriger sind, als in der unmittelbar folgenden Zone. An Schnitten, welche von der Eintrittstelle radial ausgingen, fand ich folgende Maasse:

Höhe der Schichten:

Entfern. v. Rand der Eintrittstelle	Nervenschicht	Zellenschicht	Granulöse Schicht	Innere Körnerschicht	Zwischen-Körnerschicht	Aeussere Körnerschicht	Stäbchenschicht
0,5 Mm.	0,2	0,045	0,036—0,04	0,033—0,038	0,03—4	0,045—0,065	0,05
1 Mm.	0,1—0,12	»	»	»	»	»	»
2 Mm.	0,04—0,08	»	»	0,025—0,033	»	0,036—0,05	»
5 Mm.	0,02—0,03	0,012	»	»	»	»	»
8 Mm.	0,025—0,028 (Nerven- u. Zellenschicht)		»	»	»	»	0,045
11 Mm.	0,02		0,03—0,035	0,024	0,028	»	»
14 Mm.	»		0,03	0,02	0,02—0,028	0,03	»
18 Mm.	0,04—0,045 (Nerven-, Zellen- u. granulöse Schicht)			0,016—0,02	0,012—0,016	0,025	0,04

Bei 5 Mm. wird die Schicht der Nervenzellen schon lückenhaft, so dass sie nicht genau als solche zu messen ist. Weiterhin nehmen lie inneren Enden der Radialfasern den grössten Theil der Nerven- ınd Zellenschicht ein. Bei 11 Mm. sind die Zellen bereits ziemlich sparsam. In manchen Augen sind die Verhältnisse etwas anders, so lass z. B. die äussere Körnerschicht dicker, die Zwischenkörnerschicht niedriger ist. Auf- und abwärts von der Eintrittstelle kommen leicht twas grössere Zahlen zum Vorschein, als gerade einwärts.

Der vom Sehnerveneintritt nach aussen gelegene Theil ler Retina, welcher den gelben Fleck enthält, zeigt eine viel grössere Complication in den Maassverhältnissen der Schichten. Dieselbe wird heils durch den bogigen Verlauf der Nervenfasern, theils dadurch belingt, dass die meisten übrigen Schichten in ihren Massenrerhältnissen je nach der Entfernung von der Mitte des gelben Flecks wechseln. Während für den innern (Nasen-) Theil der Retina die Entfernung von der Eintrittstelle und von dem gelben Fleck o ziemlich mit einander zu- und abnimmt, sind in dem äussern Schläfen-) Theil beide influirende Momente zum Theil entgegengesetzt. Venn man von der Eintrittstelle aus Schnitte in gerader Richtung veit oben oder unten am gelben Fleck vorbeiführt, so findet man inige Mm. weit etwas mehr Nerven nnd Zellen als in dem innern Theil ler Retina, weiterhin aber verliert sich dieser Unterschied. Je näher um gelben Fleck man die Schnitte macht, um so auffälliger werden ie Verhältnisse. Untersucht man einen Schnitt, welcher nahezu 1 Mm. veit oben oder unten an der Mitte des gelben Flecks vorbeigeht, so ndet man Maasse wie folgende:

ntfern. on der intritt-stelle	Nerven-schicht	Zellen-schicht	Granulöse Schicht	Innere Körnerschicht	Zwischen-Körnerschicht	Aeussere Körnerschicht	Stäbchen-schicht
,4 Mm.	0,2	0,020	0,033—0,044	0,033	0,04	0,05—0,06	0,045—0,055
1 Mm.	0,08	0,024	»	0,035	0,048	0,05	»
6 Mm.	0,04	0,032	»	0,040	0,06—0,08	0,045	»
,4 Mm.	0,03	0,040	»	0,050	0,12—0,15	0,04	»
,2 Mm.	0,02	0,060	»	0,060	0,15—0,16	0,032	»

Die letzte Stelle liegt ziemlich gerade über oder unter dem gelben leck. Schnitte im senkrechten Meridian der Netzhaut geben ziemlich ntsprechende Resultate. An einem solchen fand ich etwa 0,8 Mm. von er Mitte des gelben Flecks: Nervenschicht 0,02; Zellenschicht 0,07; ranulöse Schicht 0,04; innere Körnerschicht 0,06; Zwischenkörnerchicht 0,16; äussere Körnerschicht 0,038; Stäbchenschicht 0,05 Mm. wei bis drei Millimeter auf- oder abwärts von der Mitte des gelben

Flecks findet man dagegen: Nervenschicht 0,032 — 0,06; Zellenschicht 0,02 — 0,32 (2 — 4 Reihen); granulöse Schicht 0,036 — 0,04; innere Körnerschicht 0,036 — 0,04; Zwischenkörnerschicht 0,045 — 0,07; äussere Körnerschicht 0,044 — 0,056; Stäbchenschicht 0,05 Mm. [1]).

Einer besondern Erwähnung bedürfen drei Gegenden der Retina: die Eintrittstelle des Sehnerven, der gelbe Fleck und das vordere Ende der Retina.

1) Die Eintrittstelle des Sehnerven [2]) ist vor Allem bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass daselbst alle Schichten der Retina fehlen, welche sonst hinter der Sehnervenausstrahlung liegen, und wenn früher einzelne Zweifel in dieser Beziehung geäussert wurden, so erledigen sich dieselben an erhärteten Schnitten leicht. Die Fasern des Sehnerven, welche von dem Durchtritt durch die sogenannte Lamina cribrosa, an deren innerer Grenze die stärkste Verschmälerung des Opticus eintritt, ihre dunkelrandige Beschaffenheit verloren haben [3]), bilden nach dem Durchtritt durch jene Platte eine Masse, welche nicht mehr in scharf gesonderte Bündel mit eigener Scheide, wie vorher, getheilt ist. Im Innern der Chorioidea angekommen, legen sich die Nervenfasern nach allen Seiten um, so dass sie anfänglich ziemlich gleichmässig ausstrahlen und im Allgemeinen die innersten Fasern des Sehnerven zu den oberflächlichsten der Retina gegen den Glaskörper hin werden. In dem Winkel, welchen die Nervenfasern so rings um die Eintrittstelle bilden, endigen die übrigen Schichten der Retina plötzlich, so dass ein rundliches Loch in derselben existirt. Was die Oberfläche der Eintrittstelle gegen den Glaskörper zu betrifft, so hat sie die Form eines flachen Kraters, d. h. einer Erhöhung, welche in der Mitte mit einer kleinen Vertiefung versehen ist. So habe ich sie wenigstens in mehreren erhärteten Augen gefunden. Diese Erhöhung (Papilla s. Colliculus nervi optici) verliert sich durch die Verdünnung der

[1]) Einige Zweifel müssen die hohen Zahlen erregen, welche man gewöhnlich für die Zwischenkörnerschicht findet, da diese geneigt ist, durch Aufblähen sich zu vergrössern. Ueberhaupt müssen für jede Localität viele Messungen verschiedener Augen verglichen werden, um zu einem zuverlässigen Resultate über die quantitativen Verhältnisse der Schichten zu kommen. Die obigen Maasse, obschon einer ziemlichen Anzahl von Beobachtungen entnommen, machen noch keineswegs Anspruch auf definitive Geltung.

[2]) In Beziehung auf diese Stelle verweise ich auf Fig. VIII der Retinatafel in *Ecker's* Icones phys.

[3]) Bei Säugethieren ist diess nicht überall in gleicher Weise der Fall und es kommen vielleicht auch bei Menschen individuelle Modificationen vor, welche auf den ophthalmoskopischen Effect der Stelle von Einfluss sein könnten. An Ochsenaugen sieht man in der Regel sehr deutlich einen Rest der Art. capsularis als weissen Faden in den Glaskörper vorragen.

Nervenschicht sehr rasch im Umkreis der Eintrittstelle. In dem mittlern Grübchen erscheinen meist die Centralgefässe, welche sich bald früher, bald später bei ihrem Eintritt verzweigen und bisweilen eine marginale Insertion zeigen, indem sie am Rand der Eintrittstelle zum Vorschein kommen, was Alles man mit dem Augenspiegel während des Lebens viel besser sieht als an der Leiche mit der Lupe. Macht man senkrechte Schnitte durch die Eintrittstelle sammt der Lamina cribrosa (s. *Ecker's* Icones, Fig. VIII), so sieht man letztere in der Regel durch den Sehnerven als einen nach vorn etwas concaven Streifen hindurchgehen, welcher vorzugsweise mit dem als Lamina fusca bezeichneten theils zur Chorioidea, theils zur Sklerotika gerechneten Gewebe zusammenhängt, jedoch eine grössere Dicke hat, als der Theil der Augenhäute, auf welche man jene Bezeichnung anzuwenden pflegt. Untersucht man dünne Schnitte mit stärkerer Vergrösserung, so sieht man, dass jener Streifen vorwiegend aus queren Faserzügen besteht, welche viele Bindegewebskörperehen enthalten. Solche Körperchen, zum Theil durch ungewöhnlich lange fadige Ausläufer nach zwei Richtungen ausgezeichnet, finden sich auch im Umkreis des Sehnerven, da, wo die äusseren Schichten der Retina aufhören. Diese Zellen sind wohl denen analog, welche das Chorioidealstroma bilden und in den inneren Schichten der Sklerotika in grösserer Menge vorkommen. In der Lamina cribrosa sind die Zellen beim Menschen gewöhnlich pigmentlos, doch kommen ausnahmsweise auch pigmentirte zackige Zellen dort vor, welche denen der Chorioidea sehr ähnlich sind, wie denn auch bisweilen die Sklerotika von der innern Seite her tiefer hinein pigmentirte Zellen enthält. In einem übrigens normalen Auge habe ich die von der Lamina cribrosa einwärts gelegene Partie des Sehnerven ganz besäet mit solchen Pigmentzellen gefunden, und in einem andern Falle waren einige solche im Anfang der Sehnervenaustrahlung ziemlich oberflächlich gelagert. *Van Trigt* hat solche Pigmentflecke an der Eintrittstelle mit dem Augenspiegel bemerkt, und ich habe dieselben ebenso in zwei vollkommen normalen Augen mit überraschender Deutlichkeit gesehen. — Zwischen den queren Faserzügen der Lamina cribrosa treten die Nerven in kleine Bündel getheilt hindurch, so dass feine Schnitte in jener Gegend ein gitterförmiges Ansehen gewähren. Mit dem Gesagten soll jedoch nicht in Abrede gestellt sein, dass die Lamina cribrosa auch noch rückwärts mit den Scheiden der Sehnervenbündel in Verbindung steht. Namentlich in der Mitte des Sehnerven scheint diess der Fall zu sein. Der weiter nach aussen gelegene Theil der Sklerotika dagegen biegt sich am Sehnerven angekommen um und geht in die äussere Scheide desselben über.

Noch eines Umstandes will ich hier erwähnen, welcher für die Beurtheilung der Radialfasern von Bedeutung zu sein scheint. Ich habe

nämlich auf dünnen senkrechten Schnitten, welche sich von der Umgebung der Eintrittstelle in diese hinein erstreckten, gefunden, dass am Rand derselben, wo die Radialfasern sich ziemlich sparsam durch die dicke Nervenschicht hindurchziehen, diese auf die Nerven senkrechte Streifung nicht scharf begrenzt aufhört, wie die äusseren Retinaschichten, sondern dass sparsame Fasern auch noch weiterhin die Nervenmasse durchsetzen, und zwar so, dass sie wie diese ihre Richtung allmälich ändern. Sie kommen um so mehr schräg zu liegen, je mehr die Nervenfasern die radiale Richtung annehmen, in welcher sie durch die Lamina cribrosa treten, und jene Fasern erstrecken sich bis gegen die Lamina selbst hin, so dass es den Anschein hat, als ob die Fasern der letzteren nach und nach in die inneren Enden der Radialfasern übergingen. Es kann dieses Verhalten, das allerdings schwierig zur völligen Evidenz zu bringen ist, nur dazu beitragen, die nervöse Natur der inneren Radialfaser-Enden unwahrscheinlich zu machen, wogegen es zu der oben vorgetragenen Ansicht, dass sie der Bindesubstanz angehörten, eher passen würde.

Die Grösse der Eintrittstelle und ihre Entfernung von der Axe (Fovea centralis) sind wichtig wegen des Vergleichs mit dem *Mariotte*'schen Fleck im Gesichtsfelde. Ich fand in einem Auge den Durchmesser 1,6 — 1,7 Mm., in einem andern Auge 1,5 — 1,68, so dass also die Stelle hier merklich oval war, wie man diess in geringem Grade nicht selten sieht. Die Entfernung der Mitte der Eintrittstelle von der Mitte des gelben Flecks betrug im erstern Auge 4,6 Mm., im letztern 3,9 Mm. [1]).

Untersucht man den Durchmesser des Sehnerven aussen, wo er an die Sklerotika tritt, so findet man ihn freilich um Vieles grösser, und diess erklärt, dass Manche, die so verfuhren, den blinden Fleck kleiner fanden als die Eintrittstelle, wesswegen dann die Vasa centralia als Ursache der Blindheit angegeben wurden. Die blinde Stelle stimmt dagegen mit der innern Grösse der Eintrittstelle, d. h. mit der Lücke in den äusseren Retinaschichten wohl überein und ist grösser als der Durchmesser der Centralgefässe.

2) Die Eigenthümlichkeiten im Bau des gelben Flecks sind physiologisch von besonderem Interesse, da derselbe die Gegend des deutlichsten Sehens mit dem Fixationspunkt enthält. Sie sind

[1]) *E. H. Weber* (Ueber den Raumsinn, 1852) fand den Durchmesser einmal 0,93‴, ein anderes Mal 0,76‴; die Entfernung der Mitte von der Axe 1,69‴. *Listing* berechnet den Durchmesser des blinden Flecks in seinem Auge zu 1,55 Mm., und die Entfernung der Mitte desselben von der Axe zu 4,08 Mm. Zahlreichere Erfahrungen sowohl über die Grösse der Eintrittstelle als auch des blinden Flecks sind bei *Hannover* (Das Auge, 1852, S. 66) zu finden.

zum Theil schon bei den einzelnen Retinaschichten erwähnt worden, welche fast durchgängig an jener Stelle gewisse Modificationen erleiden.

Da die gelbe Färbung des Flecks allgemein zur Bestimmung der Localität jener Modificationen im feinern Bau benutzt wird, so ist die Frage nach der Grösse des gelben Flecks eine zunächst gebotene. Häufig wurde dieselbe als 1 Linie im Durchmesser angegeben (z. B. von *Krause, Bowman*), doch findet man auch bedeutend abweichende Maasse, welche mit Rücksicht auf die gewöhnlich etwas in horizontaler Richtung längliche Form des Flecks namentlich kleiner sind [1]). Bei Vergleichung mehrerer Augen ergibt sich einmal, dass individuelle Verschiedenheiten vorkommen, und dann, dass auch in einem gegebenen Auge eine bestimmte Grenze des gelben Flecks nicht angegeben werden kann, da um die intensiver gefärbte Stelle, welche gewöhnlich unter 1''' bleibt, sich ein schwächerer gelblicher Hof findet, der sich bedeutend weiter erstreckt und ganz allmälich verliert. So mass ich in einem Auge die intensiv gelbe Stelle zu 0,88 Mm. im horizontalen und 0,53 Mm. im senkrechten Durchmesser, während eine deutliche, aber schwache Färbung in einer Länge von 2,1 Mm. und einer Höhe von 0,88 zu sehen war. In einem andern Auge, wo die Länge der intensiven Färbung 1,5, die Höhe 0,8 Mm. betrug, war eine geringere Färbung in einem noch grössern Umkreis vorhanden. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass, wenigstens nach der Angabe von *Pacini*, die gelbe Färbung nach dem Tode durch Imbibition sich weiter ausbreitet.

Es ist somit die gelbe Färbung eigentlich ein schlechtes Merkmal, wenn es sich um eine genauere Bestimmung der Localität in der Axengegend handelt, und eine solche muss doch angestrebt werden, da eine Distanz von ½ Mm. in dieser Gegend schon erhebliche Verschiedenheiten in dem Verhältniss der einzelnen Schichten enthält. Da zugleich in keiner dieser Schichten eine so markirte Veränderung an einer bestimmten Stelle vorkommt, dass man sie als Anhaltspunkt für feinere Ortsbestimmungen benutzen könnte [2]), so wird man suchen müssen, letztere durch die directe Entfernung vom Axenpunkt (Mitte der Fovea centralis) anzugeben. Es wird eine unabweisliche Aufgabe sein, von diesem Punkt aus von Distanz zu Distanz (¼—½ Mm.) den

[1]) *E. H. Weber* gibt den längern Durchmesser nur zu 0,338''' an, *Kölliker* neuerdings 1,44''' Länge auf 0,36''' Breite.

[2]) Die Grenze des Bezirks, wo bloss Zapfen stehen, bildet allein eine solche hinreichend charakterisirte Linie, aber durch die Schwierigkeit ihrer Bestimmung ist sie vorläufig wenigstens untauglich zur weitern Orientirung zu dienen. *Vintschgau* glaubte jenen Bezirk etwas grösser zu finden als den gelben Fleck, wie diess auch von *Kölliker* neuerdings angegeben wird

Bau der Netzhautschichten topographisch zu verfolgen, allein es ist dazu eine grössere Anzahl sehr wohl conservirter Augen nöthig, und ich hoffe, meine in dieser Richtung vorgenommenen Messungen später in grösserer Vollständigkeit mittheilen zu können. Vorläufig mag zur kurzen Bezeichnung eine Stelle von etwa 2 Mm. Durchmesser als gelber Fleck angenommen und darin ein äusserer und ein innerer Theil oder Rand und Mitte unterschieden werden.

Die farblose und fast vollkommen durchsichtige Stelle in der Mitte des gelben Flecks ist in normalen Augen sicherlich nicht eine Lücke, (Foramen centrale), sondern nur eine dünnere Stelle, wie schon *Michaëlis* und viele Andere angegeben haben. Durch die Verdünnung der Retina entsteht eine Grube, Fovea centralis, auf der dem Glaskörper zugewendeten Seite, welche sowohl durch die anatomische Untersuchung als durch den Augenspiegel (Coccius), als endlich durch die Erscheinungen der *Purkinje*'schen Aderfigur nachgewiesen ist. An gut gerathenen senkrechten Schnitten ist dieselbe mit Bestimmtheit zu erkennen, wenn nicht, wie es häufig geschieht, durch die Bildung der Plica centralis eine Hervorwölbung der Stelle bedingt wird, welche dann das Verhältniss der Retinaoberfläche gerade verkehrt zeigt. Was die Grösse des Grübchens beträgt, so scheint die Angabe von *Michaëlis* ($^1/_{10}$ — $^1/_5$‴) ziemlich genau zu sein [1]. An einem sehr gut conservirten Auge begann die Einsenkung etwa 0,2 Mm. von deren Mittelpunkt im senkrechten Meridian, anfänglich sehr flach, allmälich steiler abfallend. Die Grube schien mir eine längliche Gestalt zu haben, womit es zusammenpasst, dass an ihrer Stelle, wie *Michaëlis* angab, beim Kinde sich ein Strich von $^1/_3$ — $^1/_2$‴ Länge findet, welchen *Michaëlis* für einen Rest der fötalen Augenspalte hält. *Michaëlis* erklärt desshalb die Fovea centralis für eine Narbenbildung, eine Ansicht, die später auch von *Hannover* und *Remak* ausgesprochen wurde. Die Tiefe der Grube ist schwer zu beurtheilen, doch scheint mir, dass im Allgemeinen auch diejenigen, welche nicht eine völlige Lücke annahmen, die Verdünnung der Retina überschätzt haben. In manchen Augen wenigstens geht die Verdünnung nicht nur nicht bis zu einer einzigen Schicht Kügelchen von 0,005‴, wie *Michaëlis* angibt, sondern es fehlt auch im peripherischen Theil der Grube keine der Schichten, welche die Retina sonst zeigt, mit Ausnahme einer continuirlichen Lage oberflächlicher Nervenfasern. Gegen die Mitte des Grübchens nehmen die Zellenschicht, die granulöse Schicht und die Körnerschicht an Dicke ab, aber nur die granulöse Schicht scheint, wie von *Kölliker* angegeben wurde und *Remak* ebenfalls anzunehmen scheint, ganz zu schwinden. Mangel der ganzen Körnerschicht oder auch nur der Zwischenkörnerschicht findet sich

[1]) *Kölliker* gibt neuerdings 0,08—0,1‴ an.

sicherlich nicht als Regel in der ganzen Fovea und auch wohl in der Mitte derselben nicht constant [1]). Es ist mir indessen mehr als wahrscheinlich, dass in der Conformation der Grube und damit auch in der Anordnung der Netzhautelemente daselbst nicht unerhebliche individuelle Verschiedenheiten vorkommen, welche mit Entwicklungszuständen zusammenhängen mögen. Ausserdem aber dürfte es der Beachtung werth sein, ob nicht die grosse Vulnerabilität der Axengegend in der Retina, welche nach dem Tode durch Bildung des Foramen, so wie der Plica centralis [2]) sich ausspricht, auch während des Lebens leicht zu Störungen dieser Stelle durch verhältnissmässig geringe pathologische Vorgänge Veranlassung gibt. Eine Anzahl sogenannter Amblyopien mit wenig palpabeln Veränderungen dürfte vielleicht auf solche Störungen am gelben Fleck zurückzuführen sein, wobei die übrige Retina intact geblieben sein kann. Die grösste Schärfe des Gesichts aber, welche normal nur in der Gegend der Axe vorhanden ist, ist mit der völligen Integrität dieser vulnerabeln Stelle verloren gegangen.

Der peripherische Theil des gelben Flecks zeigt im Ganzen eine bedeutende Dicke, wie ebenfalls schon *Michaëlis* bemerkt hat. Diess rührt daher, dass fast sämmtliche Schichten gegen die Macula hin an Mächtigkeit zunehmen, während nur die Nervenschicht und die äussere Körnerschicht eine Verdünnung erleiden. Das Verhalten der Retinaschichten im Einzelnen ist am gelben Fleck das folgende:

In der Stäbchenschicht fehlen die eigentlichen Stäbchen gänzlich, wie *Henle* (Zeitschr. f. rat. Med., 1852, S. 304) entdeckt und *Kölliker* bestätigt hat, nachdem schon *Bowman* bemerkt hatte, dass die Zapfen näher beisammenstehen als sonst. Dabei sind die Zapfen, wie *Kölliker* angegeben hat, etwas dünner, schlanker und, wie mir scheint, auch länger als an anderen Stellen (circa 0,05 Mm. mit der Spitze) die Zapfenspitzen namentlich sind mehr cylindrisch verlängert, so dass sie der äussern Hälfte gewöhnlicher Stäbchen ähnlicher sind, und die Querlinie, welche sie sonst meist vom Zapfen trennt, ist hier in der Regel nicht zu sehen.

Von der Körnerschicht hat schon *Bowman* angegeben, dass die innere Lage dicker, die äussere dünner als sonst ist, und ich habe diess bestätigend die beträchtliche Zunahme der Zwischenkörnerschicht

[1]) Auch *Vintschgau* (a. a. O. S. 951) konnte keine Stelle finden, wo die Körnerschicht gefehlt hätte.

[2]) Es ist auffallend, wie die Angaben darüber, dass die Plica centralis ein Leichenphänomen ist, welche man nun zu Dutzenden sammeln könnte, doch noch nicht im Stande gewesen sind, diese Plica aus manchen anatomischen Handbüchern zu verdrängen. *Hannover* allein vermisste die Falte in 24 frischen Augen.

beigefügt. Die Abnahme der äussern Körnerschicht konnte ich im äussern Theil der Macula so weit verfolgen, dass nur 4—5 Reihen von Körnern hinter einander lagen bei einer Dicke der ganzen Schicht von circa 0,03 Mm. Die Abnahme der äussern Körner hängt wohl zum Theil mit der Abnahme der eigentlichen Stäbchen zusammen und eben daher rührt es, dass die zahlreicheren Zapfenkörner hier nicht alle in einer Höhe an der äussern Grenze der Körnerschicht liegen, sondern etwas in einander geschoben sind. Auch sind dieselben sammt ihren Fäden etwas dünner wie sonst. Die Zwischenkörnerschicht nimmt von der Umgebung des gelben Flecks bis in den äussern Theil desselben beträchtlich an Dicke zu, dann wieder etwas ab. Die Fibrillen, aus welchen sie besteht, sind einer so grossen Dehnung fähig, dass die genaue Bestimmung ihrer Höhe schwierig ist, doch scheint diese 0,15 Mm. zu erreichen, wo nicht zu übersteigen. Ausserdem ist die Schicht hier durch ihre leichte Spaltung in sehr feine Fibrillen ausgezeichnet, zwischen welchen an erhärteten Präparaten nur an der innern Grenze der Schicht gegen die inneren Körner hin eine beträchtlichere Menge granulöser Substanz eingelagert ist. Man kann kaum ein erhärtetes Auge untersuchen, ohne die Fibrillen dieser Schicht streckenweise in einer eigenthümlichen Weise umgelegt zu finden. Dieselben verlaufen entweder in verschiedenem Grade schräg von den inneren zu den äussern Körnern oder sie sind eine Strecke weit völlig horizontal gelagert, um sich dann erst wieder senkrecht zu den Körnern zu wenden. Es entstehen auf diese Weise sehr sonderbare Bilder, ich glaube aber die Erscheinung wenigstens dem grössten Theil nach als Leichenveränderung ansehen zu müssen, hauptsächlich bedingt durch die Bildung der Plica centralis. Hiemit will ich jedoch nicht behaupten, dass die Fasern überall genau senkrecht von den inneren zu den äusseren Retinaschichten verlaufen. Es ist um so eher möglich, dass diess bei diesen Fasern am gelben Fleck nicht der Fall ist, als auch an anderen Stellen der Retina die Radialfasern zum Theil in evidenter Weise etwas von der senkrechten Linie abweichen. Hier ist namentlich daran zu denken, dass in der Fovea centralis die Zahl der inneren Retinaelemente, namentlich Zellen, geringer ist, als im peripherischen Theil des gelben Flecks. Da nun doch sehr wahrscheinlich die grösste Schärfe des Gesichts in der Fovea gegeben ist, so könnten vielleicht die in deren Umgebung zahlreicher angehäuften Zellen zum Theil noch zu den Zapfen der Fovea gehören, indem die Verbindung beider in etwas schräger Richtung stattfände.

Die Zunahme der innern Körnerschicht gegen den Rand des gelben Flecks und in diesem selbst zeigt sich sowohl durch Messung der Schicht als durch Zählung der über einander liegenden Reihen. Von letzteren findet man bis zu 9—10 bei einer Höhe der Schicht von 0,06—0,08

Mm., jedoch gelten diese hohen Zahlen immer nur in geringer Ausdehnung. In der Fovea centralis dagegen findet wieder eine deutliche Abnahme statt, ohne dass ich mich jedoch von dem gänzlichen Fehlen der Schicht an einer Stelle hätte überzeugen können. Mit der Zunahme der Zahl wächst auch die Grösse der einzelnen Körner etwas, so dass sie den kleineren unter den Zellen der sogenannten Ganglienkugelschicht ähnlich werden und man die äussere Zellhülle hier leichter als sonst von dem Kern unterscheidet. Ausserdem erscheint die Schicht häufig senkrecht streifig angeordnet, was wohl damit zusammenhängt, dass hier zahlreiche Verbindungsfäden von den Zellen zu den inneren Körnern und von diesen zu den äusseren gehen. Ob die Zahl der Zellen irgendwo derjenigen der inneren Körner gerade gleichkommt, man also auf die Verbindung je eines Korns mit einer Zelle schliessen darf, ist schwer mit Sicherheit zu sagen, vielleicht indessen ist es in einer beschränkten Gegend der Fall; dagegen ist es evident, dass die Zahl der inneren Körner die der äusseren in einer gewissen Ausdehnung erreicht, so dass die Annahme der Verbindung von nur je einem äussern mit einem innern Korn von dieser Seite nichts gegen sich hat. Dagegen weiss ich nicht, wie man sich das Verhältniss da vorstellen soll, wo, wie es wenigstens den Anschein hat, die inneren Körner die äusseren an Zahl noch übertreffen.

Die granulöse Schicht wird am Rand des gelben Flecks öfters etwas dicker wie sonst gefunden, jedoch in geringem Grade, wohl nie über 0,045 Mm. In der Fovea dagegen nimmt sie merklich ab, und in der Mitte ist eine kleine Stelle, wo sie fast oder vielleicht ganz verschwindet. Ausserdem ist diese Schicht am gelben Fleck und in seiner Umgebung durch sehr zahlreiche feine Fäserchen ausgezeichnet, welche von den Ganglienzellen in sie ein- und durch sie hindurchtreten (graue Fasern nach *Pacini*). Wenn irgendwo, so kann man hier die Ansicht von *Pacini* und *Remak* acceptiren, dass die Schicht aus feinsten Nervenfasern zusammengesetzt sei.

Die Ganglienkugeln, welche in dem grössern Theil der Netzhaut beiläufig in einer einfachen Schicht liegen, sammeln sich im gelben Fleck zu einer mächtigen Lage an, indem mehrere Reihen über einander liegen. Bei der Schwierigkeit, sich vollkommen senkrechter Schnitte zu versichern, kann man leicht etwas zu grosse Zahlen erhalten, doch glaube ich etwa acht Reihen von Zellen mit einer Mächtigkeit der Schicht von 0,06 — 0,08 Mm. als das gewöhnliche Maass für die dickste Stelle annehmen zu dürfen. In der Fovea nimmt die Zahl der Ganglienzellen wieder merklich ab und in einem wohlerhaltenen Auge lagen gegen die Mitte derselben noch etwa drei Reihen von Zellen hinter einander. Ausserdem sind die einzelnen Zellen in der Gegend des gelben Flecks im Durchschnitt kleiner als sonst, und durch ihre

senkrecht verlängerte Form so wie theilweise durch die Länge ihrer nach aussen gerichteten Fortsätze ausgezeichnet, was eben, wie früher erwähnt, mit der Anhäufung der Zellen in vielen Reihen zusammenhängt. Zwischen die Zellen verlieren sich allmälich die von drei Seiten aus der Umgegend des gelben Flecks an ihn tretenden Nervenfasern, indem sie theils an der Oberfläche, theils in der Tiefe sich vertheilen. Dadurch treten, wie *Bowman* und *Kölliker* hervorgehoben haben, bei Betrachtung von der Fläche die Ganglienzellen zwischen den sich mehr und mehr verlierenden Nervenfasern immer mehr hervor, je mehr man von der Peripherie des gelben Flecks sich dessen Mitte nähert, und streckenweise entsteht dadurch in frischem Zustande das Ansehen eines schönen glashellen Epithels. Das Verhältniss der Ganglienzellen und ihrer Fortsätze zu den Nervenfasern und übrigen Elementen wurde oben schon besprochen, und ich will nur noch beifügen, dass auch die Anhäufung von Ganglienzellen keine Grenzmarke für den gelben Fleck abgibt, indem dieselbe nicht mit einem Male, sondern nach und nach auftritt, so dass zu der ersten Zellenreihe sich erst eine zweite, dann dritte u. s. f. gesellt. Und zwar geschieht diess bereits ausserhalb der Grenzen des gelben Flecks, wie ich auch schon in meiner frühern Notiz angegeben hatte. Die Strecke, in welcher mehr als eine Reihe von Ganglienzellen liegt, ist auf diese Weise ziemlich gross, indem sie mehrere Millimeter im Durchmesser hat. So erstreckt sie sich z. B. bis nahe an die Eintrittstelle des Sehnerven, erreicht dieselbe aber nicht ganz.

Das Verhalten der Nervenausbreitung am gelben Fleck, dass nämlich vermöge des bogigen Verlaufes der Fasern keine über denselben bloss hinweglaufen, wohl aber eine sehr beträchtliche Menge in denselben eintreten, um sich darin zu verlieren, wurde oben schon erwähnt, ebenso dass im gelben Fleck die Fasern sich so zwischen die Zellen einsenken, dass schliesslich keine continuirliche Nervenschicht an der Oberfläche existirt. Ich habe an einem frischen Auge gemessen, wie gross etwa die Stelle ist, wo die Ganglienzellen nicht mehr von einer Nervenschicht bedeckt sind, indem ich dieselbe mit mässiger Vergrösserung von der Fläche betrachtete. Das von den Nerven herrührende streifige Ansehen verschwand auf der Seite der Eintrittstelle 0,25 Mm. von der Mitte der Fovea, auf der entgegengesetzten Seite bei 0,35 Mm., nach auf- und abwärts bei 0,18 Mm. Bei 0,3 Mm. auf- und abwärts war die Streifung schon sehr deutlich. Mit diesen Angaben stimmt das, was ich auf senkrechten Schnitten gesehen habe, ziemlich überein. In der Linie gerade auswärts vom gelben Fleck ist auch weiterhin nirgends eine stärkere Schicht von Nervenfasern zu finden vermöge des geschilderten Verlaufes derselben. Nach diesen Zahlen, welche der Natur der Sache nach nur approxi-

mative Gültigkeit haben können, muss ich *Hannover* beistimmen, wenn er angibt, dass nicht die ganze Ausdehnung des gelben Flecks der Nervenschicht ermangele, wenigstens bei der üblichen Grössenannahme für den gelben Fleck. Darum steht es aber nicht minder fest, dass der innere Theil des gelben Flecks zwar nicht der Nervenfasern, aber wohl einer regelmässigen Ausbreitung derselben an der Oberfläche entbehrt, wodurch allein die Möglichkeit der Aufnahme eines Bildes vermittelst der Nervenfasern denkbar wäre.

Die inneren Enden der Radialfasern werden, wie früher angegeben, gegen den gelben Fleck hin zarter, zeigen hier besonders Theilungen in mehrere Aeste und lassen sich zuletzt gar nicht mehr nachweisen.

Die Blutgefässe gehen, wie namentlich *Michaëlis* genau geschildert hat, mit ihren Stämmen ähnlich wie die Nerven bogenförmig ausserhalb des gelben Flecks hin. Gegen diesen treten von oben und unten her einige kleinere Aeste hin, welche sich in ein reiches Capillarnetz auflösen, dessen Mittelpunkt eine etwas grössere gefässlose Stelle bildet. Diese entspricht dem Fixationspunkt des Auges, wie die *Purkinje*'schen Versuche über die Wahrnehmung der eigenen Netzhautgefässe beweisen, welche überhaupt von diesen Gefässen ein vortreffliches Bild geben.

Betrachtet man die Eigenthümlichkeiten des gelben Flecks (in weiterem Sinn) im Zusammenhang, so ist erstens der Reichthum an Nerven-Fasern und Zellen als unzweifelhaft mit nervöser Dignität begabten Elementen unschwer mit der bekannten Zunahme der Gesichtsschärfe gegen die Axe hin in Verbindung zu bringen. Zweitens ist mit dem Interesse der möglichsten Durchsichtigkeit der Mangel an Gefässstämmen, der eigenthümliche Verlauf der Nervenfasern, und wohl auch das Fehlen der inneren Radialfaserenden leicht zu vereinbaren. Möglichenfalls kann durch die bedeutendere Höhe der jedenfalls sehr durchscheinenden Zwischenkörnerschicht der störende Effect der davor liegenden Theile (z. B. Gefässe) nach den bekannten für die Binnenkörper des Auges geltenden optischen Grundsätzen etwas vermindert werden, wenn man die Zapfen als Licht percipirend ansieht. Ferner darf die grössere Zahl der inneren Körner mit Wahrscheinlichkeit dahin gedeutet werden, dass dadurch eine geringere Zahl von Zapfen (bis zu 1?) mit je einer Nerven-Zelle oder Faser in Verbindung gesetzt wird, wieder im Interesse der grössern Schärfe der Perception. Endlich ist der Mangel der eigentlichen Stäbchen eine sehr wichtige Erfahrung, welche für die Bedeutung der Stäbchen und Zapfen sicherlich noch bestimmtere Aufschlüsse vermitteln wird, und den letztern eine überwiegende physiologische Wichtigkeit zuzuschreiben auffordert. Im Augenblick aber scheinen mir in's Einzelne gehende Hypothesen darüber noch nicht hinreichend begründet.

3) Das vordere Ende der Retina an der Ora serrata war bis in die allerneueste Zeit Gegenstand der Controverse, indem die Einen eine modificirte Fortsetzung der Retina längs der Zonula als Pars ciliaris retinae annahmen, Andere dagegen die Retina an der Ora völlig endigen liessen, und was nach vorn davon liegt zur Chorioidea oder zur Zonula rechneten.

Allgemein nämlich wurde die Anwesenheit einer von *Henle* beschriebenen Zellenschicht an der äussern Fläche der Zonula zugestanden, aber das Verhältniss derselben zur Retina verschieden aufgefasst, indem dieselbe entweder als Fortsetzung einer oder mehrerer Retinaschichten betrachtet wurde oder als ein derselben ganz fremdes, epitheliales Gebilde. Dass die Fasern, welche unter diesen Zellen liegen, nicht als Fortsetzung der Nervenschicht der Retina anzusehen sind, wie diess von Manchen, zuletzt von *Pacini,* geschehen ist, sondern der Zonula angehören, hat *Henle* (Allgem. Anat., S. 667) bereits angegeben, und es könnte nur über das Verhältniss derselben zur Mb. limitans gestritten werden.

Was nun die allein in Frage kommende Zellenschicht betrifft, so lassen nach der von mir angegebenen Methode gemachte senkrechte Schnitte erhärteter Präparate nicht den leisesten Zweifel darüber, dass diese Zellen die unmittelbare Fortsetzung der Retina bilden [1]), wie ich diess bereits früher angegeben habe (Würzb. Verh. a. a. O.). Solche Schnitte zeigen auch die von mir beschriebene Form dieser Zellen am besten, nämlich dass dieselben beim Menschen anfänglich eine Höhe von 0,04 — 0,05 Mm. besitzen, bei einer Dicke von meist 0,005 — 8 Mm. Wenn man die Zellen, wie diess sonst gewöhnlich geschah, bloss von der Fläche betrachtet, so erscheinen sie wie ein Cylinderepithel, an welchem man die Kerne deutlich sieht, während die Zellenumrisse, welche jene dicht umgeben, weniger in's Auge fallen. Daher wurden auch die Zellen meist als kleiner angegeben, wie sie wirklich sind. Weiterhin gegen die Ciliarfortsätze werden die Zellen niedriger, rundlich und sind dann eher mit pigmentlosen Chorioidealzellen zu verwechseln. Grössere Stücke dieser Zellenschicht in Zusammenhang mit der Retina abzulösen hat sowohl an erhärteten wie an frischen Augen keine Schwierigkeit, doch sind dieselben in einer kleinen Strecke vor der Ora so fest mit den Pigmentzellen der Chorioidea vereinigt, dass diese in der Regel daran sitzen bleiben. Ebenso ist die Verbindung mit Zonula und Glaskörper meist in der Gegend der Ora sehr innig, wodurch die Anfertigung senkrechter Schnitte etwas erschwert wird. — Bei Säugethieren und Vögeln ist der Zusammenhang dieser Schicht mit

[1]) Auch Prof. *Kölliker* ist dieser Ansicht neuerlich beigetreten, welche ebenso von *Vintschgau* bestätigt worden war.

der Retina in der Regel ebenso leicht nachzuweisen. Bei manchen sind die Zellen anfänglich ebenfalls ziemlich hoch, so bei Ochsen, Kaninchen (bei letzteren 0,025 Mm.), bei anderen sind sie gleich von der Ora an niedrig, rundlich, wie beim Schwein. Diess ist auch bei Tauben und Hühnern der Fall, wo die Höhe der leicht isolirt darzustellenden Schicht nur 0,012 Mm. beträgt.

Viel schwieriger als der Zusammenhang der beschriebenen Zellenschicht mit der Retina ist das Verhältniss der Zellen zu den Elementen der einzelnen Retinaschichten zu erkennen. *Henle* hatte gleich anfangs die Zellen als eine Fortsetzung der Körnerschicht bezeichnet und daraus geschlossen, dass letztere nicht zu den Nervengebilden gehören (a. a. O.). Auch *Arnold* (Anatomie, II, 1045) sieht den Ciliartheil der Retina als eine Fortsetzung der Körnerschicht mit einzelnen Kugeln an.

Pacini dagegen betrachtet die Zellen der Pars ciliaris retinae als Fortsetzung der Ganglienzellen (a. a. O. S. 52). Was man hierüber an senkrechten Schnitten, welche sich über die Ora serrata hinaus erstrecken, sieht, ist Folgendes: Die sämmtlichen Schichten der Netzhaut haben bis in die Nähe der Ora so abgenommen, dass die Dicke derselben nur mehr 0,12 — 0,14 Mm. beträgt. Nerven und Ganglienkugeln sind sehr sparsam geworden, so dass sie nur ganz einzeln zwischen den inneren Radialfaserenden zu finden sind, die granulöse Schicht ist durch die überwiegende Menge der letzteren ebenfalls mehr senkrecht streifig geworden, so dass zuletzt ihre innere Grenze sich verwischt, die innere Körnerschicht besteht nur aus 2—3 wenig dicht gelagerten Reihen und nicht selten scheinen an ihrer Stelle bloss Kerne in die faserige Masse eingebettet zu sein, welche sich durch die schmale Zwischenkörnerschicht bis zu den äusseren Körnern erstreckt. Stäbchen und Zapfen sind deutlich, wenn auch etwas niedriger geworden. An der Ora selbst nun verdünnt sich die Retina sehr rasch, wiewohl ohne einen linear markirten Absatz, zu jener Zellenschicht der Pars ciliaris. Ganz kurz vor der stärksten Verdünnung verlieren die Schichten der Retina ihre specifischen Eigenschaften noch mehr als zuvor und gehen in eine undeutlich senkrecht fasrige Masse über, in welche zahlreiche rundliche oder ovale Kerne eingelagert sind, zum Theil von kenntlichen Zellenconturen umgeben. Diese Körperchen schliessen sich zunächst an die Körnerschichten an und namentlich mit der innern Körnerschicht in dem vorher beschriebenen Zustand ist manchmal eine gewisse Aehnlichkeit zu erkennen. Nur die Stäbchenschicht ist von dieser allgemeinen Indifferenz ausgenommen, indem sie nicht wie Ganglienzellen und Nerven durch Rarefication allmälich ausgeht, sondern bis zuletzt eine getrennte Schicht bleibt, deren Elemente rasch etwas verkümmern und dann aufhören. Gewöhnlich findet diess um ein ganz kleines Intervall früher statt, als die Reduction der

übrigen Retina auf eine einfache Zellenreihe zu Stande gekommen ist, aber der ganze Uebergang geschieht so rasch, dass die Entfernung der mit Stäbchen-, doppelter Körnerschicht u. s. w. versehenen Retina bis zu der einfachen Zellenreihe nicht 0,1 Mm. beträgt. Nicht selten sieht man an der Ora eine Einkerbung oder Faltung der innern Retinafläche (Mb. limitans), wie sie *Pacini* beschrieben hat, oder es bildet dieselbe einen hakenartigen Vorsprung; unter einer sehr grossen Zahl von Präparaten sind mir aber auch viele vorgekommen, wo die Krümmung der innern Oberfläche nicht stärker war, als die Verdünnung der Retina es nothwendig mit sich bringt, und ich glaube, dass diese gerade am besten conservirt waren, jene dagegen wenigstens theilweise durch die Präparation modifieirt. Etwas weniger rasch als beim Menschen habe ich den Uebergang der Retina in die Zellen der Pars ciliaris beim Schwein gefunden (s. *Ecker,* Icones, Fig. XV). Hier ist die Strecke, auf welcher sich die Retinaschichten in eine indifferente zellige Masse aufgelöst haben, etwas grösser, und man sieht daher diese Veränderung und weiter das Hervorgehen der einfachen Zellenreihe aus jener Masse etwas deutlicher. Da hier zugleich die Zellen rundlich sind, und die senkrecht streifige Beschaffenheit der Retina gegen die Ora hin sehr undeutlich wird, so entsteht hier mehr das Ansehen, als gingen namentlich die inneren Körner in die Zellen der Pars ciliaris über.

Fragt man mit Rücksicht auf die menschliche Retina, welche Schicht der Retina sich auf die Corona ciliaris fortsetzt, so ist wohl sicher zu antworten, dass diess bei Stäbchen, Nerven und Ganglienzellen nicht der Fall ist, denn letztere schwinden schon vor der Ora sehr und die Zellen der Pars ciliaris sind von denselben auffällig verschieden. Aber auch von einer der anderen Schichten wird kaum anzunehmen sein, dass sie als solche sich über die Ora hinaus erstrecke, sondern man wird eher sagen dürfen, dass die indifferenten Zellen der Pars ciliaris eine Fortsetzung der ihrer specifischen Elemente entkleideten Netzhaut seien. Von dieser Seite ist also die Ansicht von *Brücke,* dass die Pars ciliaris mit der Nervenhaut eine gemeinschaftliche Fötalanlage habe und ein Rest der embryonalen Bildung sei, auch jetzt vollkommen zusagend. Dabei dürfte nur weiter zu untersuchen sein, ob diese Fortsetzung nicht vorzugsweise dem in functioneller Beziehung indifferenten Stroma der Retina entspricht, wozu, wie es scheint, die inneren Enden der Radialfasern, vielleicht sammt dem Theil der inneren Körner zu rechnen sind, welcher den bei den meisten Thieren deutlich verschiedenen kernhaltigen Anschwellungen der Radialfasern entspricht. Es würde dadurch auch der vorzugsweise Anschluss an die innere Körnerschicht eine Erklärung finden und die relative Zunahme der indifferenten Fasermasse der Retina, welche gegen die Ora hin, wie ich wenigstens zu sehen glaube, stattfindet, würde sich

an dieses schliessliche isolirte Auftreten derselben gut anschliessen. Auch die Form der fraglichen Zellen ist beim Menschen eine Strecke weit eine solche, dass sie nicht wohl für die epitheliale Natur der Zellen spricht. Sie sind nämlich, isolirt, an den Enden häufig nicht zugerundet, sondern mit einem oder einigen Zacken und kurzen Ausläufern versehen, welche auch an den längeren Seiten vorkommen, so dass sie der Gruppe der Bindesubstanz wohl zugehören könnten, wogegen allerdings die rundlichen Zellenformen, welche sonst vorkommen, hiefür keinen Anhaltspunkt bieten. Im Fall die Verwandtschaft dieser Zellen mit den inneren Theilen der Radialfasern sich weiterhin bestätigt, würde sich daraus auch rückwärts ein Schluss auf die nicht nervöse Natur der letzteren ergeben. Wie diess aber auch sein mag, so ist jedenfalls die Pars ciliaris nicht als eine Fortsetzung der Netzhaut zu betrachten, welche mit nervösen Functionen begabt sein könnte, und sie hat allenfalls Wichtigkeit für die Histologie oder Entwicklungsgeschichte, nicht aber für die Physiologie des Gesichtssinnes als solche.

Vergleichende Uebersicht des Baues der Netzhaut bei Menschen und Wirbelthieren.

Da man voraussetzen darf, dass die Function des Sehens bei den mit einem ausgebildeten Auge versehenen Wirbelthieren im Wesentlichen dieselbe ist, wie beim Menschen, so wird einer der wichtigsten Behelfe, welche die Anatomie für die Physiologie des Sehens liefern kann, in der Ermittelung dessen bestehen, was in verschiedenen Augen übereinstimmend, was abweichend construirt ist. Auf die Abweichungen wird man dann künftig die Modificationen des Sehens nach Schärfe u. s. w. theilweise zurückzuführen versuchen. Hier soll vorläufig nur die Uebereinstimmung in den Hauptpunkten betrachtet werden; wobei ich mich vorzüglich auf die oben als Repräsentanten der vier Hauptclassen beschriebenen Geschöpfe beziehe. Einige Generalisation dürfte aber wohl gestattet sein, da die bisherige Erfahrung gezeigt hat, dass nah verwandte Thiere auch im Bau der Retina sehr übereinstimmen, während Thiere, welche sich überhaupt fern stehen, auch bedeutendere Differenzen der Netzhautelemente zeigen. Man darf daher allenfalls von einem Percoiden auf den andern schliessen, wenn man von leichteren Modificationen z. B. der Grösse der Elementartheile absicht, keineswegs aber auf einen Plagiostomen oder von einem Batrachier auf eine Schildkröte.

Zuerst glaube ich an dem Satz festhalten zu müssen, dass bei Wirbelthieren aller Classen dieselbe Zahl und Reihenfolge wesentlicher Schichten vorhanden ist. So habe ich es wenig-

stens bei den bisher genauer untersuchten Thieren gefunden [1]). *Remak* [2]) stellt allerdings neuerlich die Behauptung auf, dass bei den Säugethieren (Rind, Schaaf), bei welchen sich in der Rinde des grossen Gehirns eine grössere Anzahl von Schichten unterscheiden lassen, auch in der Retina mehr Schichten unterscheidbar seien, hat aber keine detaillirten Belege hiefür veröffentlicht.

Zahllose Verschiedenheiten dagegen entstehen bei der Mannigfaltigkeit der Thiere durch den Wechsel in Form, Grösse und Anordnung der Elementartheile und in dem Massenverhältniss der einzelnen Schichten.

1) Die Stäbchenschicht besteht fast überall [3]) aus zweierlei Elementartheilen, Stäbchen und Zapfen, welche zwischen einander geschoben sind. Die Grösse derselben wechselt bedeutend, und zwar sind bald die einen, bald die anderen grösser, so jedoch, dass, wie es scheint, die Zapfen nie länger, wohl aber oft kürzer sind als die Stäbchen. Im Allgemeinen, wenn auch nicht völlig, gilt das von *Hannover* aufgestellte Gesetz, dass die Grösse der Zapfen und Stäbchen in umgekehrtem Verhältniss steht.

An den Stäbchen wie an den Zapfen ist eine innere und eine äussere Abtheilung zu unterscheiden, welche sehr häufig nach dem Tode durch eine Querlinie getrennt erscheinen, im Leben jedoch wohl überall unmerklich in einander übergehen. Die äussere Abtheilung der Stäbchen ist stets cylindrisch und zeigt von der Grösse abgesehen überall die gleichen, bekannten Eigenschaften. Die innere Abtheilung ist meist etwas blasser, zeigt etwas andere Metamorphosen nach dem Tode und ist ausserdem öfters durch eine nicht cylindrische Form ausgezeichnet. Die Zapfen bestehen aus einem dickern Körper und einer nach aussen gerichteten Spitze, deren Grenzlinie nicht immer genau im Niveau mit der Scheidung der beiden Stäbchenabtheilungen liegt. Der Zapfenkörper zeigt sich durch seine Metamorphosen nach dem Tode als von der Substanz der Stäbchen verschieden, stimmt jedoch mehr mit der innern Hälfte derselben überein, während die Spitze der äussern Stäbchenhälfte ähnlicher ist. Meist ist die Zapfenspitze konisch, bald dicker, bald dünner als die Stäbchen (Barsch — Frosch), manchmal aber ist sie mehr cylindrisch (Taube, gelber Fleck des Menschen) und den äusseren Theilen der wahren Stäbchen sehr ähnlich. Es kommen also Uebergangsstufen vor, welche wahrscheinlich machen, dass Stäbchen und Zapfen nicht wesentlich verschieden sind. Eine Verbindung der

[1]) Die Untersuchungen von *Vintschgau*, welche zum Theil an anderen Thieren angestellt sind, stimmen hiemit fast durchgehends überein.

[2]) Med. Central-Zeitung, 1854, 1.

[3]) Wie oben erwähnt ist, habe ich Zapfen bisher bloss bei Plagiostomen vermisst, Stäbchen dagegen bei Petromyzon und einigen Amphibien.

Zapfen zu Zwillingen kommt bei vielen Fischen sehr reichlich vor, bei Vögeln sehr sparsam, bei Fröschen und Säugern nicht. Wo Oeltropfen mit verschiedenen Farben in der Stäbchenschicht vorkommen, gehören sie wohl überall den Zapfen an und liegen da, wo Körper und Spitze derselben zusammenstossen. Die Mannigfaltigkeit der Formen ist in der Stäbchenschicht grösser als in irgend einer andern. — Bei vielen Fischen, Vögeln und Amphibien kommen pigmentirte Verlängerungen des Chorioidealepithels zwischen die Elemente der Stäbchenschicht vor, Pigmentscheiden, während bei andern Geschöpfen bloss eine innige Anlagerung gegeben ist. Ueberall aber ist die den Stäbchen zugewendete Seite der Chorioidealzellen die mehr mit Pigmentmoleculen angefüllte [1]).

2) Die Körnerschicht zeigt sich allgemein in zwei Lagen, zwischen denen eine trennende Zwischenkörnerschicht mehr oder weniger entwickelt ist. Ihre Elemente sind mit *Pacini* und *Bowman* nicht für freie Kerne, sondern für kleine Zellen zu halten.

Die Elemente der äussern Körnerschicht stehen mit den Stäbchen oder Zapfen in Verbindung, sei es unmittelbar, sei es vermittelst eines Fädchens. Die Stäbchenkörner und Zapfenkörner sind bei Säugethieren und vielen Fischen deutlich verschieden, bei anderen Thieren (Taube, Frosch) ist diess kaum der Fall. Bei ersteren sind meist zahlreiche, bei letzteren aber nur einige wenige Reihen der meist deutlich bipolaren Körperchen vorhanden.

Die Zwischenkörnerschicht zeigt sehr auffällige Abweichungen. Allgemein scheint zu sein, dass sie von senkrecht-faserigen Elementen

[1]) Es ist merkwürdig, wie vielfache Verwechselungen von Innen und Aussen in der Anatomie der Retina zu allgemeiner und dauernder Geltung gekommen sind. Wie viele Discussionen wurden geführt, bis die Stäbchen, hauptsächlich durch *Bidder's* Anregung, nicht mehr an die innere Seite der Retina verlegt wurden. Hierauf versetzte *Hannover*, welcher die Stäbchen sehr vieler Thiere mit ihren Spitzen und Fäden in ausgezeichneter Weise darstellte, diese inneren Enden durchweg nach aussen, und indem diese Lehre fast allgemeine Verbreitung fand, wurde die Verbindung der Stäbchenschicht mit den inneren Netzhautschichten vernachlässigt. *Pacini* lässt zwar die Stäbchen vermittelst runder Körperchen, die an ihrem innern Ende sitzen, mit der übrigen Retina in Verbindung stehen, beschreibt aber zugleich (a. a. O. S. 49) die durch eine Querlinie getrennten Kügelchen, welche in der That in sehr vielen Fällen jene Verbindung herstellen, als Globulo terminale am äussern Ende der Stäbchen, indem er sie mit den farbigen Kügelchen bei den Vögeln zusammenwirft. — Aehnlich verhält es sich mit der Lage von Ganglienkugeln, welche die Nervenschicht nach Vielen innen überkleiden sollte, und mit den Pigmentzellen der Chorioidea, deren blassere Seite bis in die neueste Zeit als die innere galt. Solchen Erfahrungen gegenüber wird man sich mit dem Gedanken vertraut machen müssen, auch unsere jetzigen Anschauungen noch mannigfach corrigirt zu sehen.

durchsetzt wird, welche bald sparsam, bald dicht gedrängt von der innern zur äussern Körnerlage gehen. Ausser diesen Fasern kommt bei Säugethieren nur eine amorphe Substanz vor, während bei Fischen, wie es scheint allgemein, sehr ausgebildete ästige Zellen vorhanden sind. Solche finden sich auch bei Schildkröten, während beim Frosch und bei Vögeln zellige Elemente vorhanden zu sein scheinen, aber nicht in so entwickelter Form. Bei vielen Thieren spaltet sich die Netzhaut an dieser Schicht ausnehmend leicht in ein äusseres und ein inneres Blatt.

Die innere Körnerschicht enthält überall kleine Zellen, welche theils bipolar, theils multipolar zu sein scheinen. Bei Thieren der drei unteren Classen ist eine zweite deutlich verschiedene Art von Zellen vorhanden, welche aus den kernhaltigen Anschwellungen der Radialfasern besteht. Bei Säugethieren und Menschen sind solche ebenfalls da, nur weniger vor den übrigen kenntlich. Die Zahl der inneren Körner ist theils geringer, theils grösser als die der äusseren. Beim Menschen wechseln beide Verhältnisse ab.

3) Von der granulösen Schicht ist ihr constantes Vorkommen als eigene Lage, sowie das Verhältniss ihrer Dicke hervorzuheben, welches bei einzelnen Thieren ein ziemlich verschiedenes ist.

4) Die Ganglienzellen liegen wahrscheinlich überall ausschliesslich [1]) zwischen granulöser Schicht und Sehnervenfasern, wo diese in einer regelmässigen Lage vorhanden sind. Die von *Corti* zuerst bei Säugethieren, dann von mir bei anderen Wirbelthieren und neuerlich vielfach (s. oben) bei Menschen gesehene Verbindung der Ganglienzellen mit den Sehnervenfasern darf wohl als allgemeines Vorkommen bezeichnet werden. Dasselbe gilt von dem Eindringen anderer Fortsätze der Ganglienzellen in die äusseren Retinaschichten, während die einzelnen Modificationen dieses Verhältnisses bei verschiedenen Thieren grossentheils noch genauer zu erforschen sind. Ebenso sind die von *Corti* gesehenen Anastomosen der Ganglienzellen rücksichtlich der Ausbreitung ihres Vorkommens weiter zu untersuchen.

5) Die Schicht der Sehnervenfasern stimmt überall darin überein, dass dieselben von der Eintrittstelle ausstrahlend sich gegen die Peripherie mehr und mehr verlieren, also unterwegs endigen. Die

[1]) Um Missverständnisse zu vermeiden, will ich erwähnen, dass die von *Remak* (Med. Centr.-Ztg., 1854, 1) angeführte Schicht kleinerer Ganglienzellen mit der seit *Bowman* bekannten innern Körnerschicht identisch ist. Auch *Corti* unterschied schon eine kleine Sorte von Ganglienzellen, von 0,003—0,0037''', welche wohl dieselben Elemente waren. Da Niemand an der nervösen Natur derselben zweifeln wird, so ist gegen die Bezeichnung als Ganglienzellen nichts einzuwenden, als dass sie leicht zu Verwechslungen Anlass gibt, wesswegen ich die Benennung «innere Körnerschicht» beibehalten habe.

einzelnen Fasern sind mit wenigen Ausnahmen [1]) blass, varicös, an Dicke je nach den Thieren aber auch bei demselben Thier sehr verschieden. Ob irgendwo Theilungen der Nervenprimitivfasern vorkommen, ehe sie die Zellen erreicht haben, kann ich nicht behaupten; der Anschein ist öfters dafür, eine Täuschung aber gar leicht möglich.

Ueber die Begrenzungshaut habe ich wenig vergleichende Untersuchungen angestellt. Dagegen ist das Vorkommen der Radialfasern, wie ich in meiner ersten Notiz bereits angegeben habe, ein allgemeines. Ueberall gehen sie von der Innenfläche der Netzhaut mehr oder weniger gerade bis zur innern Körnerschicht, wo sie eine kernhaltige Anschwellung zeigen, von welcher eine Fortsetzung sich in die äusseren Schichten erstreckt. Die inneren Radialfaserenden sind nicht überall gleich geformt, wie auch die Stärke der Fasern eine ziemlich verschiedene ist, ihre Zahl aber ist, wie es scheint, durchgängig geringer als die der Elemente in den äusseren Schichten, so dass nicht ein Stäbchen oder Zapfen, sondern eine ganze Gruppe derselben in den Bereich eines innern Radialfaser-Endes fällt.

Die Blutgefässe zeigen bemerkenswerthe Verschiedenheiten. Während nämlich bei Menschen und Säugethieren dieselben mit Leichtigkeit in den inneren Schichten der Retina gefunden werden, glaube ich nicht, bei Vögeln, Fischen und beim Frosch solche in der Dicke der Retina gesehen zu haben, wohl aber bei der Schildkröte. Dagegen habe ich bei vielen jener Wirbelthiere, aber nicht überall, ein sehr entwickeltes Gefässnetz in einer structurlosen Haut gefunden, welche an der Innenfläche der Retina ausgebreitet, von dieser leicht trennbar war. Es scheinen diese Gefässe somit der Hyaloidea anzugehören, und sie sind wohl eher den embryonalen Gefässen der Hyaloidea bei Säugethieren analog als den Vasa centralia der Retina im engern Sinn. In den äusseren Retinaschichten habe ich noch nirgends Blutgefässe gefunden.

Physiologische Folgerungen.

Am Schluss meiner ersten Notiz über den Bau der Netzhaut glaubte ich die Hoffnung aussprechen zu dürfen, dass fortgesetzte Untersuchungen auch über die Bedeutung der Elementartheile sowohl für die Netzhaut als für das Nervensystem überhaupt Folgerungen erlauben möchten, doch glaubte ich eine weiter fortgeschrittene anatomische Basis abwarten zu müssen. In der ersten Hinsicht, für die Netzhaut, war eine Hauptfrage, welche sich aufdrängen musste, die nach den Elementen,

[1]) Bei Kaninchen sind bekanntlich die Fasern eine Strecke weit exquisit dunkelrandig. Auch sonst kommen, wie schon *Bowman* angibt, einzelne in geringerem Maasse dunkles Mark führende Fasern vor.

welche für objectives Licht empfindlich sind. Hierüber stellte ich ein Jahr später zugleich mit Prof. *Kölliker* die Ansicht auf, dass die Stäbchenschicht als die für Licht empfängliche anzusehen sei [1]).

Eine genauere Erörterung der Frage nach den lichtempfindenden Elementen war bereits längere Zeit zuvor von verschiedenen Seiten angebahnt und namentlich die Auffassung eines Bildes durch die Nervenfaser-Schicht in Zweifel gezogen worden. *Volkmann* hatte bereits 1846 die Schwierigkeiten der letztern Annahme hervorgehoben, indem er aufmerksam machte, wie bei dem vielfachen Uebereinander-Liegen der Fasern derselbe Lichtstrahl verschiedene Elemente treffe, wodurch eine Verwirrung der Gesichtsempfindungen entstehen müsse. *Bowman* (Lectures on the eye, S. 82) schloss aus der Blindheit der Eintrittstelle in Zusammenhalt mit der anatomischen Thatsache, dass hier alle Retinaschichten mit Ausnahme der Fasern fehlen, auf eine wesentliche Betheiligung der ersteren am Sehact, «so dass man fast sagen möchte, es werde der Gesichtseindruck durch die nicht faserigen Theile aufgenommen und von den faserigen bloss weiter geleitet». *Helmholz* endlich hatte die Frage nach den für objectives Licht sensibeln Theilen bestimmt gestellt und behauptet, dass diess die Sehnervenfasern nicht sein könnten, aus Gründen, welche mit den theils von *Bowman,* theils von *Volkmann* angegebenen übereinstimmen. Dabei lenkte *Helmholz* die Aufmerksamkeit auf die zelligen Bestandtheile der Netzhaut. Was die Stäbchenschicht betrifft, so hatte *Pacini,* wie die früheren Autoren, welche sie als Papillen an die innere Fläche verlegt hatten, deren nervöse Natur stets behauptet, wenn auch allerdings nicht bewiesen, die grosse Mehrzahl der Physiologen jedoch war wohl bis in die neueste Zeit geneigt, sie mit *Hannover* und *Brücke* für einen rein optischen Apparat zu halten.

Die gegentheilige Ansicht, nämlich dass sie ein wesentlich sensibler Apparat sei, wurde zunächst dadurch hervorgerufen, dass nun bei Wirbelthieren aller Classen eine Verbindung derselben mit radialen Fasern nachgewiesen war, welche bis in die Nervenschicht eindrangen. Dazu kamen neben den bereits erwähnten gegen die Perceptionsfähigkeit der Nervenschicht gerichteten Argumenten anderer Forscher folgende weitere unterstützende Momente. *Kölliker* machte auf den von *Bowman* beschriebenen und von ihm bestätigten Mangel einer continuirlichen Nervenschicht im gelben Fleck aufmerksam, so wie er die von *Henle* früher behauptete Aehnlichkeit der Stäbchen mit Nervenröhren rehabilitirte und mit neuen Argumenten namentlich von chemischer Seite stützte. Ich dagegen stellte Vergleichungen an zwischen den kleinsten wahrnehmbaren Distanzen und der Grösse der Zapfen am

[1]) Würzb. Verhandl., 1852, S. 336, und Sitzungsber., S. XVI.

gelben Fleck und zog aus der relativen Uebereinstimmung beider einen für die Sensibilität der Zapfen günstigen Schluss. Endlich führte ich den Bau der Netzhaut bei den Cephalopoden als für die letztere sprechend an. Damals vermuthete ich allerdings die Hypothese später durch den Nachweis eines directen Zusammenhangs zwischen Opticusfasern und inneren Enden der Radialfasern zur Gewissheit erhoben zu sehen, fortgesetzte Untersuchungen jedoch führten auf eine etwas modificirte Bahn.

Im Sommer 1853 theilte ich Erfahrungen mit (Würzb. Verhandl. IV, 96), welche mir die inneren Theile der Radialfasern nicht als Fortsetzung der Opticusfasern zu betrachten erlaubten. Dagegen bestätigte sich der von *Corti* und mir schon früher beschriebene Zusammenhang der Ganglienzellen mit den Nervenfasern in einer solchen Häufigkeit, dass es höchst wahrscheinlich wurde, der postulirte Uebergang der Fasern in die Elemente der Stäbchenschicht finde nur unter Vermittelung der Ganglienzellen statt. Ich glaubte desshalb die in der Retina vorkommenden radialen Elemente nicht alle als gleichartig ansprechen zu dürfen und verfolgte später besonders den entschieden nervösen Theil derselben, nämlich die Fortsätze der Ganglienzellen, an deren Continuität mit den Elementen der Körner- und Stäbchenschicht ich im Winter 1853 nicht mehr zweifeln konnte. Ausserdem hatte ich bereits in der oben genannten Mittheilung aus anatomischen Gründen nachzuweisen gesucht, dass alle übrigen Elemente der Netzhaut, mit Ausnahme der Stäbchenschicht ebenso wenig zur Lichtperception geeignet seien als die Nervenfasern. Diese negative Argumentation scheint mir auch jetzt noch neben dem Nachweis des Zusammenhangs der Körner mit den Ganglienzellen (resp. Zapfen mit Nerven) eine Hauptstütze für die Ansicht zu sein, dass die Stäbchenschicht das Licht aufnehme, wozu dann in dritter Reihe eine Anzahl unterstützender Momente kommen, welche nach den beiden Hauptpunkten erörtert werden sollen.

I. Keine Schicht der Netzhaut erweist sich als geeignet zu getrennter Auffassung der einzelnen Punkte eines Bildes, als die Stäbchenschicht. Von innen nach aussen fortschreitend hat man folgende Elemente zu berücksichtigen: [1])

1) Die inneren Enden der Radialfasern. Dieselben zeigen streckenweise eine so regelmässige mosaikartige Anordnung, dass man in Versuchung sein könnte, sie bei Auffassung des Netzhautbildes für betheiligt zu halten, um so mehr als sie dem ankommenden Lichte

[1]) Einen grossen Theil des hier Folgenden hatte ich die Ehre, in der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig um Ostern 1854 vorzutragen.

zunächst ausgesetzt sind. Die Widerlegung finde ich, wie früher, darin, dass dieselben zum Theil mit der Mb. limitans zusammenhängen, gegen das vordere Ende der Retina an Entwicklung zunehmen, in der Mitte des gelben Flecks dagegen fehlen, somit sicherlich nicht als wesentliche Theile des nervösen Apparats angesehen werden können.

2) Die Nervenfasern. Rücksichtlich derselben gelten folgende Einwendungen.

a) Es ist schwer, sich vorzustellen, dass eine Faser an verschiedenen Stellen gleichzeitig getroffen verschiedene Empfindungen vermittele, wie diess bei dem longitudinalen Verlauf derselben wohl angenommen werden müsste.

b) Die Fasern liegen an den meisten Stellen so über einander, dass eine isolirte Einwirkung, wie sie zur Auffassung eines Bildes nothwendig ist, nicht zu begreifen ist.

c) Die Eintrittstelle des Sehnerven, wo bloss Fasern liegen, ist blind.

d) Die Mitte des gelben Flecks dagegen, welche ein sehr scharfes Auffassungsvermögen besitzt, entbehrt einer continuirlichen, regelmässigen Faserausbreitung. — Wollte man zur Umgehung dieser Einwendungen annehmen, dass die Fasern nicht in ihrer ganzen Länge, sondern nur an bestimmten peripherischen Punkten für Licht sensibel wären, so wird auch diess dadurch zurückgewiesen, dass

e) die Nerven mit den Ganglienzellen in Verbindung stehen. Ein solches peripherisches Anhängsel jenseits der sensibeln Stelle wird aber kaum Jemand statuiren wollen. Es bleibt somit nur übrig, in diesen peripherischen Apparat selbst die Sensibilität zu verlegen.

3) Die Ganglienzellen sind zu gross, um einem einzelnen sensibeln Punkt in der Axengegend zu entsprechen, auch wenn man berücksichtigt, dass sie dort etwas kleiner und namentlich senkrecht verlängert sind. Dieselbe Zelle aber für zwei gleichzeitige, getrennte Empfindungen verantwortlich zu machen, ist mindestens nicht plausibel. Ausserdem aber ist die vielfache Schichtung der Zellen am gelben Fleck, wie ich schon früher geltend machte, für diese in derselben Weise hinderlich, wie diess bei den Nerven der Fall ist. Es würde eine Confusion, aber nicht eine isolirte Auffassung der Bildpunkte aus der Sensibilität jener resultiren. Endlich spricht gegen letztere auch die sehr grosse Unregelmässigkeit in der Lagerung der Zellen, welche man in der nächsten Umgebung grösserer Gefässe sieht.

4) Die granulöse Schicht besitzt keine eigenen Elemente, welche in Anspruch zu nehmen wären, als etwa die Fortsätze der Ganglienkugeln. Gegen die Perception durch solche, ehe sie die innere Körnerschicht erreicht haben, spricht jedoch die geringe Regelmässigkeit ihrer Anordnung, sowie das Vorhandensein des peripherischen Apparats der Körner- und Stäbchenschicht.

5) Die Körner sowohl der innern als der äussern Schicht liegen überall, auch im gelben Fleck, in mehrfachen Reihen hinter einander, so dass für sie derselbe Einwurf gilt wie für Nerven und Zellen, wenn auch ihre Grösse nicht in demselben Maass anstössig erscheint, als es bei den letztgenannten der Fall ist.

Es bleiben somit nur die Elemente der Stäbchenschicht übrig, deren Fähigkeit, der Lichtperception zu dienen, im Folgenden zu erörtern ist.

II. Das wichtigste positive Argument für die Bedeutung der Stäbchenschicht als sensibler Apparat liegt in dem Nachweis, dass die Elemente derselben mit den Körnern und durch diese mit den Ganglienzellen und Nerven continuirlich sind. Indem so die Zapfen und wahrscheinlich auch die Stäbchen als die Endigungen, wenn man will, als die Papillen der Sehnervenfasern angesehen werden dürfen, ist nicht nur die Möglichkeit einer Leitung von jenen zu den Centralorganen des Gesichtssinnes dargethan, sondern es ist auch an sich schon im höchsten Grade wahrscheinlich, dass diese Enden der Sehnervenfasern und nicht andere Stellen im Verlauf der letzteren die Function der Lichtempfindung haben.

III. Eine Unterstützung der von mir vorgetragenen Ansicht über die Stäbchenschicht ergibt sich endlich aus zahlreichen anderen Punkten.

1) Die Stäbchenschicht besitzt die regelmässige, mosaikartige Anordnung, welche den Postulaten entspricht, die man a priori aufstellen würde, wenn es sich um isolirte Auffassung der einzelnen Punkte eines Bildes handelt. Dieselbe wurde desshalb auch bereits früher, als man sie an der Innenfläche der Netzhaut gelagert glaubte, für besonders geeignet zu dieser Function angesehen. Indem jedes Element der Schicht nur seine schmale Innenfläche dem andringenden Licht zukehrt, ist es möglich, dass je ein kegelförmiges Bündel von Licht, welches von einer Stelle der Aussenwelt ausgegangen, schliesslich im Glaskörper convergirt, mit seiner Spitze nur ein einziges Element (resp. eine bestimmte Gruppe von solchen) trifft, welches seinerseits gleichzeitig von keinem andern fremden Licht getroffen wird, sofern die Accommodation eine richtige ist.

2) Diese Fähigkeit der Stäbchen zu isolirter Auffassung des Lichts wird ohne Zweifel durch ihre optischen Eigenschaften in der von *Brücke* angegebenen Weise erhöht. Es wird nämlich das Licht, welches in einer der Axe eines Stäbchens (und wohl ähnlich eines Zapfens) nahekommenden Richtung eingetreten ist, dadurch, dass die Substanz der Stäbchen stärker lichtbrechend ist, als die Umgebung, eine totale Reflexion erleiden, d. h. nicht in benachbarte Elemente übergehen können. Es wird also, wie *van Trigt* (Onderzoekingen gedaan in het phys. lab. der Utrechtsche hoogeschool, V, 137) gezeigt hat, die *Brücke*'sche

Deduction für das ankommende Licht ihre Gültigkeit behalten, während sie für das von der Chorioidea zurückkommende Licht nicht durchaus haltbar ist. Es könnte nämlich nur das an der äussern Grenze der Stäbchen durch Spiegelung im eigentlichen Sinn zurückkehrende Licht unter solchen bestimmten Winkeln verlaufen, dass es ebenfalls eine totale Reflexion an den Seitenwänden der Stäbchen erfahren könnte, was jedoch keineswegs sicher ist. Das Licht dagegen, welches zu einem guten Theil sicher die dahinter gelegenen Theile (Chorioidea und Sklerotika) beleuchtet hat, strahlt dann von diesen in allen Richtungen, also auch unter solchen Winkeln zurück, dass eine totale Reflexion nicht möglich ist. Eine Einrichtung aber, wo stäbchenähnliche Körper offenbar für das ankommende Licht bestimmt sind, zeigt

3) das Auge der Cephalopoden. Hier bilden Cylinder, welche den Stäbchen der Wirbelthiere wenigstens äusserlich ähnlich sind, die innerste Schicht der Retina. Dann kommt eine dichte Pigmentlage, welche von fadenförmigen Fortsätzen jener Cylinder durchbohrt ist. Die übrigen Retinaschichten liegen dahinter, also jedenfalls dem Licht unzugänglich. Es sind also hier die radialen Elemente allein dem Licht ausgesetzt und von einer reflectirenden Function derselben kann keine Rede sein. Es sind hier in diesem so hoch entwickelten Auge also zweifellos diese stäbchenartigen Körper selbst oder allenfalls die nächsten Fortsetzungen derselben die für objectives Licht sensibeln Elemente.

4) Die Durchsichtigkeit der Retina nimmt dem allerdings auffallenden Umstand, dass die Stäbchenschicht bei Wirbelthieren überall die äusserste ist, seine Wichtigkeit als Einwurf gegen meine Annahme. Allerdings ist diese Durchsichtigkeit, welche *Arnold* u. A. stets vertheidigten, und welche *Kussmaul*[1]), wie es scheint, zuerst an einer Hingerichteten für den Menschen constatirte, keine vollkommene, wie *Coccius*[2]) mit Recht angibt. Allein auch andere Theile des Auges sind nicht völlig durchsichtig in strengem Sinn des Wortes, z. B. die Hornhaut und Linse mit ihren Epithelien, und doch entsteht daraus kein Hinderniss für das Sehen. Ausserdem ist gerade die Mitte des gelben Flecks, wie bereits *Kölliker* hervorgehoben hat, durch eine für gewöhnliche Begriffe völlige Durchsichtigkeit ausgezeichnet, und ich glaube auch für die übrige Netzhaut einen etwas grössern Grad der Durchsichtigkeit im Leben annehmen zu dürfen, als man selbst in ganz frischen Augen beobachtet, weil das Oeffnen des Auges unvermeidlich leichte Störungen der so überaus zarten Retinatextur mit sich bringt, welche die Durchsichtigkeit beeinträchtigen. Bemerkt man diess doch sogar an der viel resistentern Hornhaut und Linse. Die Beobachtungen

[1]) Die Farbenerscheinungen im Grunde des menschlichen Auges, 1845, S. 8

[2]) Augenspiegel, S. 46.

mit dem Augenspiegel sprechen jedenfalls der normalen Retina im Leben auch einen hohen Grad von Durchsichtigkeit zu.

5) Die Stäbchenschicht ist diejenige, deren Elemente, nebst den Radialfasern, der Netzhaut allein eigenthümlich sind, während die übrigen Elemente von solchen, die auch anderwärts vorkommen, nicht auffällig abweichen. Es liegt nun sehr nahe, dass die am meisten specifischen Elemente auch der am meisten specifischen Function vorstehen, und das ist eben die Sensibilität für objectives Licht, welche anderen Nervenpartien unter gewöhnlichen Verhältnissen ganz zu mangeln, in der Netzhaut aber an diesen besondern Apparat geknüpft zu sein scheint. Dass die Elemente dieses Apparats, welche ausser durch mechanische und elektrische (auch chemische und kalorische?) Einwirkung auch durch Licht reizbar, d. i. veränderlich sind, auch nach dem Tode eine besondere Geneigtheit besitzen, durch äussere Agentien modificirt zu werden, ist leicht begreiflich. Bei einer rein optischen Bedeutung des Apparats würde diese grosse Veränderlichkeit mindestens nicht in demselben Grade einleuchtend sein.

6) Die Elemente der Stäbchenschicht zeigen in ihren physikalisch-chemischen Charakteren eine grössere Analogie mit Nerven-Elementen als mit irgend anderen. *Henle* hat sich in früherer Zeit (*Müller's* Archiv, 1839, S. 175) bemüht, hieraus die Identität der Stäbchen mit Nervenröhren nachzuweisen, indem er namentlich die Veränderungen der ersteren durch Wasser u. s. w. mit den Varicositäten der letzteren verglich und mit Recht anführte, dass die Stäbchen zwar brüchig, aber zugleich weich sind. Die Aehnlichkeit der Zapfen mit Ganglienzellen hatte *Pacini* hervorgehoben, der überhaupt die nervöse Natur der ganzen Schicht vertheidigte. In neuerer Zeit hat *Kölliker* auf die Uebereinstimmung der Stäbchen mit blassen Nervenfasern wieder aufmerksam gemacht und zu erweisen gesucht, dass jene wesentlich aus einer Proteinverbindung bestehen. Dagegen behauptet *Hannover*, dass die Stäbchen von Nervenfasern gänzlich verschieden seien, indem sie weder einen röhrigen Bau, noch einen Axencylinder besässen, auch nicht varicös würden und nicht aus fettiger Substanz, wie das Nervenmark, beständen [1]). Meines Erachtens

[1]) Darüber, ob die Stäbchen Röhren sind, könnte man wohl streiten, denn man sieht an Stäbchen von Fröschen und Fischen manchmal eine Linie, welche sich gerade ausnimmt wie eine über eine Lücke des Inhaltes hingespannte Membran, namentlich nach Zusatz von Reagentien (s. Fig. 3 *e*, *f*). Aber man kann gegen diese Deutung wieder Zweifel erheben, wie denn sogar für die ziemlich allgemein acceptirte Membran der Zapfen es etwas bedenklich ist, dass die bewusste Linie sich vollkommen deutlich auch von blossen Zapfenkörpern abhebt, an welchen sowohl die Spitze als das Zapfenkorn weggerissen ist (s. Fig. 3 *g*). Es gibt aber keinen Ausschlag, auch

ist es a priori keineswegs zu erwarten, dass die für die Lichtaufnahme bestimmten Enden des Sehnerven sich völlig so verhalten wie andere Nervenfasern, es würde vielmehr zu verwundern sein, wenn sich nicht für die so eigenthümliche Function gewisse anatomische Modificationen vorfänden. Die Abweichungen erscheinen mir aber nicht so durchgreifend, als *Hannover* darzustellen bemüht ist, und die von *Henle* und *Kölliker* urgirte Aehnlichkeit scheint mir so gross, als es nach den Verhältnissen verlangt werden kann, während mit irgend anderen histologischen Elementen gar keine Analogie nachzuweisen ist.

7) Es lässt sich eine ziemliche Uebereinstimmung nachweisen zwischen der Grösse der sensibeln Elemente und den kleinsten wahrnehmbaren Distanzen. Ich habe in der Sitzung der Phys.-Med. Gesellschaft am 3. Juli 1852 auf diesen Punkt zuerst aufmerksam gemacht und glaube mich auf das damals Erörterte noch beziehen zu dürfen (s. Verhandl., S. 338). Es kann zu diesem Vergleiche nur die Axengegend benutzt werden, weil wahrscheinlich nur dort eine isolirte Leitung von jedem Zapfen zum Centralorgan stattfindet. Nicht das Bild eines leuchtenden Punktes aber, sondern die Distanz der Bilder mehrerer Punkte müssen in Rechnung gezogen werden, weil, wie bekannt, nur ein unendlich kleiner Punkt eines sensibeln Netzhautelementes getroffen zu werden braucht, um einen Eindruck in demselben hervorzurufen. Nach der a. a. O. gegebenen Zusammenstellung fremder und eigener Beobachtungen beträgt nun die Distanz zweier getrennt wahrnehmbarer Netzhautbildchen in Augen von mässiger Schärfe zwischen 0,002 und 0,004‴, unter günstigen Verhältnissen wenig über 0,002‴. Der Querschnitt eines Zapfens aber beträgt am

wenn man die Membran negiren zu müssen glaubt, da sie an vielen Nervenfasern auch nicht nachzuweisen ist. Wenn die Stäbchen und Zapfen keinen Axencylinder besitzen, so könnte man vielleicht einfach erwidern, dass sie ganz, zwar nicht gewöhnliche Axencylinder, aber ein Analogon von solchen sind, wie sie auch sonst als Fortsätze von Ganglienzellen vorkommen. — Fetthaltiges Mark besitzen auch manche andere Nerven bekanntlich ebenso wenig als die Stäbchen. Was die Varicosität betrifft, so möchte ich dieselbe von vorn herein nicht als wesentlichen und durchgängigen Charakter der Nervenfasern mit *Hannover* hinstellen. Dazu muss ich bekennen, dass auch mir viele Veränderungen der Stäbchen eine grosse Analogie mit der Veränderung der Nervenmasse zu haben scheinen, welche die Varicosität hervorruft. Ganz deutliche Varicositäten aber habe ich einige Mal an den Fäden gesehen, welche von den Stäbchen und Zapfen nach einwärts gehen (s. Fig. 3 *d*). Ich bin jedoch weit entfernt, diess für sich als einen absoluten Beweis dafür anzusehen, dass dieselben Nervenfasern sind, da ja *Virchow* neuerlichst das verbreitete Vorkommen einer Substanz nachgewiesen hat, aus der sich die schönsten varicösen Fasern spinnen, die wohl Niemand für Nerven halten wird.

gelben Fleck ebenfalls etwa 0,002‴, so dass mir die Annahme gerechtfertigt erschien, jeder Zapfen repräsentire am gelben Fleck eine Stelle, welche gesonderter Empfindung fähig sei. Grössere Werthe der noch wahrnehmbaren Distanzen, also eine geringere Schärfe des Gesichts, erklären sich natürlich leicht aus optischen Verhältnissen. *E. H. Weber* hat etwas später eine ähnliche, umfassendere Zusammenstellung über die äusserste Schärfe des Gesichts bei verschiedenen Personen gegeben (Berichte der Königl. Gesellsch. der Wissensch. Leipzig 1852), worin sich mehrere Beobachtungen finden, welche, wie eine von mir nach *Valentin* angeführte, merklich unter 0,002‴ für die kleinste wahrnehmbare Distanz bleiben. Dieselben beziehen sich jedoch sämmtlich auf linienförmige Objecte, und solche lassen, wie ich glaube, keinen ganz gültigen Schluss in Bezug auf die hier erörterte Frage zu. Ich glaube diess auch aus *Weber's* interessanten Angaben um so mehr folgern zu müssen, als aus denselben hervorgeht, dass auch sehr scharfe Augen (Nro. 1 *Hoock* und Nro. 4 *Tob. Mayer*) die Differenz punktförmiger Objecte nicht weiter zu verfolgen im Stande sind, als bis zu einer Distanz der Netzhautbildchen von nahezu 0,002‴. Ausserdem wären vielleicht noch die Augenbewegungen in Anschlag zu bringen, deren mikrometrische Feinheit *Weber* so treffend geschildert hat. Denn, wie ich a. a. O. bemerkt habe, können je nur zwei Bild-Punkte auch auf verschiedene Elemente fallen, wenn sie um weniger als den Durchmesser derselben entfernt sind, und so könnte nach und nach eine ganze Reihe von Punkten zur Wahrnehmung kommen, obschon sie zu nahe an einander stehen, um alle gleichzeitig gesehen werden zu können.

Hannover hat auch gegen diesen Punkt sich erhoben und sagt: es nützt uns nichts, wenn sich eine solche Uebereinstimmung zwischen den kleinsten unterscheidbaren Zwischenräumen und dem Durchmesser der Stäbchen und Zapfen bei dem Menschen und den Säugethieren herausstellt, denn sie fehlt bei allen übrigen Thierclassen, wo sogar in derselben Thierclasse die Dicke der Stäbe ausserordentlich abwechseln kann, während die Dicke der Fasern in der Sehnervenausstrahlung dieselbe bleibt. Hiernach präsumirt *Hannover* bei allen Thieren eine gleiche Schärfe des Gesichts, was der Erfahrung offenbar widerspricht. Ist aber die Schärfe des Gesichts bei verschiedenen Thieren eine verschiedene, so lässt sich damit die verschiedene Dicke der Stäbchen und Zapfen gerade sehr gut vereinigen [1]). Was endlich die Sehnervenfasern

[1]) Ich will hiemit natürlich nicht sagen, dass die Dicke der Stäbchen und Zapfen jederzeit das absolute Maass für die Gesichtsschärfe verschiedener Thiere sei, weil dabei, wie beim Menschen, noch andere Verhältnisse, namentlich der Zusammenhang eines einzigen oder mehrerer Elemente mit einer Nervenfaser in Betracht kommen. Dagegen glaube ich allerdings, dass

betrifft, so muss ich gerade das Gegentheil behaupten. Weit entfernt, in allen Thierclassen von derselben Dicke zu sein, zeigen sie vielmehr häufig bei demselben Individuum sehr bedeutende Schwankungen, welche nicht geringer sind, als die Schwankungen, welche an Stäbchen und Zapfen der verschiedensten Thiere überhaupt vorkommen. Stäbchen und Zapfen desselben Thieres sind dagegen mit geringen Ausnahmen von gleichmässiger Dicke.

8) In der Gegend der Fovea centralis besitzt nur die äussere (hintere) Fläche der Retina eine gleichmässige Krümmung, während die innere Fläche und mit ihr mehr oder weniger die inneren Schichten neben jener allgemeinen Krümmung noch die besondere der Fovea zeigen. Es kann aber auch, vermöge der Accommodationsverhältnisse, nur eine gleichmässige Fläche geeignet sein, deutliche Bilder aufzufangen. Man hat zwar die Accommodation gerade durch den Unterschied im Niveau des Randes und der Mitte des gelben Flecks erklären wollen, aber, abgesehen von anderen Gründen, sehen wir eine viel grössere Fläche, als dem gelben Fleck entspricht, in ihrer ganzen Ausdehnung entweder deutlich oder undeutlich, nicht einen deutlichen Rand mit undeutlicher Mitte oder umgekehrt. Daraus geht sowohl die Unhaltbarkeit jener angeblichen Accommodations-Erklärung als die Forderung einer gleichmässigen Fläche für die percipirenden Elemente hervor.

9) Endlich gibt das Verhalten der Blutgefässe einige wichtige Momente für die Beurtheilung der Retinaschichten ab.

Zuerst ist hervorzuheben, wie die Gefässe bei keinem Thiere in die äussere Hälfte der Retina dringen, die Elemente derselben also in ihrer continuirlichen Mosaik nicht dadurch gestört werden zu sollen scheinen. Diess ist um so auffälliger, als die inneren Schichten durch grössere Gefässe bisweilen in eine sehr grosse Unordnung gebracht werden. So sieht man Gefässe, welche die Hälfte der Dicke der ganzen Retina einnehmen, die inneren Schichten ganz verdrängen oder im Niveau und sonstiger Anordnung stören, während die äussersten Schichten jederzeit unbehelligt bleiben. Eine regelmässige Anordnung der percipirenden Theile aber muss behufs genauer Auffassung eines Bildes unerlässlich sein.

fortgesetzte Untersuchungen eine Verwerthung jener Grössenverschiedenheiten in dieser Richtung ermöglichen werden, indem die Grösse der genannten Elemente allerdings das Maximum der möglichen Gesichtsschärfe für ein bestimmtes Thier anzeigen möchte. *Hannover* hat übrigens selbst, wie ich sehe, an einem andern Ort (Das Auge, S. 63) angegeben, dass vielleicht nach der Feinheit jener Körper sich die Feinheit der Distinction richte, von deren Unbestimmtheit man sich bei Fischen und Reptilien mit Leichtigkeit überzeuge.

Dieser Lage der Centralgefässe gegenüber ist die Choriocapillarmembran zu beachten, welche ein viel dichteres Capillarnetz als das der Retina in unmittelbarer Nachbarschaft der Stäbchenschicht ausbreitet. Da diese Gefässe auch bei den Säugethieren mit Tapete bloss durch die polygonalen Chorioidealzellen von der Stäbchenschicht getrennt sind, liegen sie viel näher an der letztern als die eigentlichen Retinagefässe, und es scheint diese Nähe besonders beabsichtigt zu sein. Dass diese Gefässe wirklich für die Retina eine vorwiegende Bedeutung haben, geht daraus hervor, dass sie sich bloss bis zur Ora serrata erstrecken, also soweit die Retina ihre specifischen Elemente enthält. Dazu passt, dass beim Menschen im Hintergrund des Auges die Maschen am engsten sind, nach vorn zu, wo die Dignität der Retina abnimmt, allmälich gestreckter und weitläufiger werden [1]). Wenn nun die Stäbchenschicht ganz besonders in die Nähe einer exquisiten Capillargefässmembran gelagert ist, so lässt diess auf einen energischen Stoffwechsel in derselben schliessen, und diess deutet wieder mehr auf eine nervöse als eine optische Function, da letztere, nach dem, was man an der Linse sieht, die Nähe von Blutgefässen nicht verlangt.

Zuletzt sind die Erscheinungen der *Purkinje*'schen Aderfigur zu erwähnen [2]). Wenn der Schatten der Netzhautgefässe sichtbar wird, so muss die für Licht sensible Schicht hinter den Gefässen liegen. Da ferner dieser Schatten bei Bewegung der Lichtquelle eine erhebliche Parallaxe zeigt, so muss jene Schicht in einer gewissen Entfernung hinter den Gefässen liegen, muss also eine der äussersten Netzhautschichten sein. Diese Entfernung zwischen den Gefässen und der Schicht, welche das Licht auffängt, ist auch eine der Ursachen, warum wir unter gewöhnlichen Verhältnissen (mit im Glaskörper convergirenden Lichtstrahlen) den Schatten der Gefässe nicht wahrnehmen, wohl aber, wenn eine Quelle homocentrischen Lichtes nahe genug ist, um nahezu paralleles oder divergentes Licht durch den Glaskörper zu senden. Dazu kommt, dass am Ort der schärfsten Lichtempfindung

[1]) Auch pathologische Erfahrungen lassen sich für die Beziehung der Choriocapillargefässe zu den äusseren Retinaschichten anführen. Processe, welche von jenen ausgehen, äussern ihre Folgen zunächst sehr häufig in der Pigmentschicht, dieselben erstrecken sich aber auch bis zu einer gewissen Tiefe in die Retina, sogar in Fällen, wo die ganze Alteration fast nur mikroskopisch erkennbar ist. Man wird bemüht sein müssen, Exsudations- und Ernährungs-Vorgänge, welche diese Gefässe oder die Centralgefässe zum Ausgangspunkt haben, mit Rücksicht auf die Retina mehr zu trennen als diess bisher möglich war.

[2]) In Betreff der ausführlichen Erörterung dieses Punktes verweise ich auf die Verhandlungen der Phys.-Med. Gesellschaft zu Würzburg, Bd. V.

keine grösseren Gefässe liegen, sondern nur so viele Zweige zum gelben Fleck gehen, als für ihn selbst verbraucht werden (wie bei den Nervenfasern). Auch diess deutet darauf hin, dass der ungestörte Gang des Lichts bis zu den äussersten Netzhautschichten wesentlich durch die Einrichtung des Auges bezweckt ist.

Gegen die in dem Bisherigen vertretene Auffassung der Bedeutung der Stäbchenschicht ist seither nur *Hannover* als entschiedener Gegner aufgetreten [1]). Einige der von ihm entgegengehaltenen Punkte wurden bereits erörtert; ausserdem bemüht sich *Hannover*, besonders die Gründe gegen die Lichtperception durch die Nervenfasern als unhaltbar darzustellen. Die Eintrittstelle des Sehnerven sei nicht jeder Lichtempfindung beraubt und erscheine als ein grauer Fleck im Gesichtsfeld. Auch *Coccius* [2]) nimmt an, dass die Sehnervenfasern für Licht nicht unempfindlich seien und stützt sich darauf, dass das Bild einer Flamme auf der Eintrittstelle eine diffuse Lichtempfindung hervorrufe. Es scheint mir nun, dass eine so geringe Lichtempfindung, als hier in jedem Fall nur vorhanden sein würde, keinen Gegenbeweis gegen die Sensibilität der Stäbchenschicht involviren würde, wie diess auch von *Coccius* anerkannt ist. Denn warum sollen nicht die Sehnervenfasern, deren Enden für Licht so empfindlich sind, auch weiterhin im Verlauf eine Receptivität besitzen, die so gering ist, dass sie kaum wahrgenommen wird und jedenfalls nicht stört. Indess glaube ich die Thatsache bestreiten zu müssen. Wenn ich vermittelst eines Lochs in einem Schirm einen scharf umschriebenen Lichtpunkt auf die Eintrittstelle fallen lasse, so wird derselbe gar nicht percipirt und auch sonst erscheint die Stelle nicht als grauer Fleck, sondern als wirkliche Lücke im Gesichtsfeld, welche lediglich von unserem durch vielfältige Erfahrung vervollkommneten Vorstellungsvermögen ausgefüllt wird. Entsteht bei starker Beleuchtung der Eintrittstelle ein schwacher diffuser Lichtschein, so kann diess auch daher rühren, dass das von der beleuchteten Stelle in der Tiefe reflectirte Licht die sensibeln Elemente in deren Umgebung trifft, und eine ähnliche Bewandtniss hat es wohl, wenn, wie *Coccius* meldet, ein rother Schimmer, den *Purkinje* bereits bemerkt hatte, wahrgenommen wird, sobald die Centralgefässe von der Beleuchtung getroffen werden. — Weiter beruft sich *Hannover* darauf, dass im ganzen Umkreise des Foramen centrale Nervenfasern in bedeutender und hinreichender Menge vorhanden seien. Worauf es aber ankommt, ist, dass die Nerven keine regelmässige Schicht an der Oberfläche bilden, wie sie zur Auffassung eines Bildes geeignet sein könnte, und eine solche Schicht muss auch ich, wie *Bowman* und *Kölliker* in der Mitte

[1]) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. V, S. 17.

[2]) Anwendung des Augenspiegels, S. 20.

des gelben Flecks in Abrede stellen, obschon ich glaube, dass sogar keine Stelle der Retina so viele ihr eigenthümliche (dort endende) Fasern besitzt, als die genannte. Wenn *Hannover* für unerwiesen hält, dass der gelbe Fleck die deutlichste Lichtempfindung hat, so wird wohl Niemand sich dadurch irre machen lassen, und will ich zum Ueberfluss nur auf *Michaëlis* (Ueber die Retina, 1838, S. 29) verweisen [1]). Die von *Hannover* angezogene Unregelmässigkeit der sogenannten Augenaxe ist, vollends was die etwas excentrische Lage der Pupille betrifft, für die vorliegende Frage von keinem Belang, um so mehr, als offenbar die Schärfe der Empfindung am gelben Fleck mehr von dem feinern Bau desselben als von den rein optischen Verhältnissen abhängt, welche Behauptung auch *E. H. Weber* (Ueber den Raumsinn) mit Entschiedenheit ausspricht. — Das Hinderniss endlich, welches von dem vielfachen Uebereinanderliegen der Nervenfasern für die Lichtperception durch dieselben entsteht, glaubt *Hannover* auch durch seine Ansicht beseitigen zu können.

Hannover's Theorie, welche er bereits früher aufgestellt hat (Das Auge, 1852, S. 58) und a. a. O. neuerdings vertheidigt, geht dahin, dass die Stäbchen und Zapfen einen spiegelnden Apparat bilden, wodurch die Lichtempfindung in den Sehnervenfasern verstärkt und localisirt werde.

Hiergegen ist zuerst einzuwenden, dass die Fähigkeit der Stäbchenschicht, in einem bedeutenden Grade Licht zurückzuwerfen, mindestens unerwiesen ist. Von anatomischer Seite sieht man beim Menschen und bei vielen Thieren die Stäbchen einfach mit ihren äusseren Enden an die pigmentirte Seite der polygonalen Zellen anstossen, in ganz seichte Vertiefungen der letzteren eingesenkt. Die membranösen Scheiden aber, welche nach *Hannover* spiegeln sollen, habe ich nicht gefunden und ebenso erging es *Kölliker*. Auch bei den Thieren, bei welchen das Pigment tiefer zwischen die Stäbchen hineinragt, habe ich mich von solchen eigenen Spiegel-Apparaten keineswegs überzeugt, und was

[1]) Die von *Herschel* angegebene Erscheinung, dass der Punkt des deutlichsten Sehens nicht ganz genau mit dem Fixationspunkt übereintrifft, ist auf jeden Fall nicht bedeutend genug, um hier in Frage zu kommen. Es ist übrigens jene Eigenthümlichkeit, wie schon *R. Wagner* angab, keine allgemeine, und ich glaube mich überzeugt zu haben, dass dieselbe in vollkommen normalen Augen fehlt, während sie, wo sie vorhanden ist, einerseits mit einer etwas mangelhaften Entwicklung der Fovea centralis zusammenhängen mag, die nach *Huschke* und *Michaëlis* aus der embryonalen Spalte hervorgeht, andererseits mit der grossen Vulnerabilität gerade dieser Stelle, deren leiseste Veränderungen wir überdiess durch die Schärfe ihrer Empfindung gewahr werden, während sehr beschränkte Läsionen peripherischer Stellen keine Störung verursachen und kaum zur Erkenntniss kommen.

die verschieden pigmentirten Oele betrifft, welche dieselben innen überziehen sollen, so verweise ich auf meine oben S. 45 angeführten entgegenstehenden Beobachtungen. Jedenfalls würden dabei an dem besonders wichtigen äussern Ende der Stäbchen die Flächen der Stäbchen selbst oder der präsumirten häutigen Scheiden für sich eine beträchtliche Reflexion nicht bewirken können und dazu von einem dahinter gelegenen undurchsichtigen Körper unterstützt werden müssen. Es würde nun in der That auffallend sein, wenn zu einem solchen lichtverstärkenden Spiegelungsapparate als Beleg bei der Mehrzahl der Thiere körniges Pigment verwendet wäre, eine vielmehr zur Absorption von Licht höchst geeignete Substanz.

Aber auch andere Erfahrungen sprechen gegen eine Spiegelung einer beträchtlichen Lichtmenge. An allen Augen von Menschen und Thieren, wo nicht die Dicke der Augenhäute oder die Menge des Pigments zu bedeutend ist, überzeugt man sich leicht, dass eine grosse Menge von Licht hindurchgeht, also nicht reflectirt worden ist. Ausser dem von *Volkmann* angegebenen Experiment, wo man im innern Augenwinkel das Bildchen einer Flamme durchscheinen sieht, sind für den lebenden Menschen die Untersuchungen mit dem Augenspiegel beweisend. Das Licht, welches uns in nicht zu pigmentreichen Augen die grösseren Gefässstämme der Chorioidea, wie das feine Netz der Choriocapillarmembran [1]) mit so grosser Deutlichkeit sichtbar macht, ist hin und zurück durch die angeblich spiegelnde Fläche gegangen, und ist, wie einige Ueberlegung zeigt, kein gespiegeltes Licht, sondern es geht von der erleuchteten Chorioidea ohne Rücksicht auf die Richtung der einfallenden Strahlen aus. An Augen, welche wenig oder kein Pigment enthalten, wie die von weissen Kaninchen, scheint sogar sehr wenig Licht beim Durchtritt durch die Retina sammt den übrigen Häuten verloren zu gehen. Auch an Augen, welche sogenannte Pigmentscheiden besitzen, wie von Vögeln, geht sehr viel Licht durch, wenn die Pigmentmenge nicht zu gross ist [2]). Wenn nun so viel Licht über die Stäbchenschicht hinausgeht, so kann von einer solchen Verstärkung des Lichts durch Spiegelung, dass dasselbe nun erst den wesentlichen Eindruck hervorbringe, nicht wohl im Allgemeinen die Rede sein. Hiemit will ich keineswegs in Abrede stellen, dass die rein optischen

[1]) Die ophthalmoskopische Untersuchung dieser Membran dürfte wohl von Seite der Ophthalmologen mehr Berücksichtigung verdienen als ihr bisher geworden ist, da man einerseits dieselbe viel vollkommener erkennen kann, als meist angenommen zu werden scheint, andererseits jene Capillarschicht für die Retina von grossem Einfluss ist.

[2]) Bei manchen Vögeln leuchtet trotz des doppelten Pigments die Pupille des rechten Auges, wenn in das linke die Sonne scheint.

Eigenschaften der Stäbchen für den Theil des Lichts, welcher wirklich von der Chorioidea zurückkehrt, in der Weise wirksam sind, wie es *van Trigt* (a. a. O.) angegeben hat. Bei manchen Thieren scheint dieses Moment in der That nicht ganz unbedeutend zu sein. Aber das glaube ich leugnen zu müssen, dass die Lichtreflexion der wesentliche und durchgängige Zweck der Stäbchenschicht sei, so wie dass die Reflexion auf die inneren Schichten, namentlich die Nerven wirke. Es ist nicht einzusehen, warum das Licht, welches wirklich von der Chorioidea zurückkehrt, nicht ebenso gut in den Elementen der Stäbchenschicht seine Wirksamkeit entfalten soll, als das aus dem Glaskörper ankommende. Die Topographie des Bildes wenigstens wird darunter schwerlich leiden.

Wenn man auch von diesen Einwürfen gegen die Auffassung der Stäbchen als reflectirenden Apparat absehen wollte, so scheinen die Schwierigkeiten von *Hannover's* Theorie unübersteiglich. Es ist nicht ganz ersichtlich, wie *Hannover* selbst sich die Sache denkt, denn erst (Das Auge, S. 60) heisst es: «wie nun auch der Lichtstrahl fällt, entweder auf die ganze Länge der Faser oder auf irgend einen Punkt derselben, wird er nur als ein Punkt gefühlt», und dann S. 62: «die allgemeine Empfindung des Lichtstrahls, welche eine Faser auf ihrer ganzen Länge oder einem Theile empfangen hat, wird verstärkt und localisirt, indem der Lichtstrahl von den Spiegeln auf verschiedene Punkte der Faser zurückgeworfen wird; jeder dieser Punkte wird isolirt als solcher empfunden». Wenn eine Faser, an verschiedenen Punkten der Retina getroffen, immer nur einerlei Empfindung gibt, so ist wohl die Auffassung eines Bildes unmöglich, und wie diese einfache Empfindung durch eine optische Wirksamkeit der Stäbchen auf verschiedene Punkte localisirt werden soll, ist schwer zu verstehen. Warum soll erst das reflectirte Licht, das jedenfalls nach dem Obigen einen beträchtlichen Verlust erfahren hat, die Nervenfasern stärker anregen als der eindringende Strahl? Und dass vollends «die Sehnervenausstrahlung zur Leitung des Lichts zum Bewusstsein diene, worauf erst später die secundäre oder localisirende Thätigkeit der Stäbe und Zapfen eintritt» (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. V, S. 25), ist mir wenigstens «unbegriffen». Ebenso wenig begreife ich, wie durch *Hannover's* Theorie die Einwendung beseitigt sein soll (S. 21), dass jeder Lichtstrahl mehrere hinter einander liegende Fasern treffen muss, denn was in dieser Beziehung für das eintretende Licht gilt, muss auch für das reflectirte gelten. Wenn *Hannover* sich hiebei etwa darauf stützen wollte, dass die Stäbchen als Hohlspiegel das Licht auf kleinste Focalpunkte concentriren, so ist dagegen zu erinnern, dass eine so specifisch spiegelnde Einrichtung der Stäbchen noch weniger erwiesen ist, und wenn solche Focalpunkte existiren, so liegen darin

schwerlich die einzelnen concentrisch in der Retina verlaufenden Opticusfasern schon wegen ihrer relativ grossen Entfernung von den Stäbchen. Wenn irgend Theile in solchen mikroskopischen Concentrationspunkten des Lichts liegen, so müssten es wohl die von den Stäbchen und Zapfen ausgehenden Fäden mit ihren Anschwellungen sein und sobald eine rein spiegelnde Bedeutung der Stäbchen und Zapfen nachgewiesen sein würde, stände ich nicht an, jene als die für das Licht sensibeln Theile anzusprechen. *Hannover's* Aeusserung, dass die von mir beschriebenen Fasern, welche von der Stäbchenschicht bis zur Opticusausbreitung gehen, jenen physikalischen Apparat in noch innigere Beziehung zu der Sehnervenausbreitung setzen, passt für meine Theorie, nicht aber für die seinige, denn dass theilweise gekrümmte und mit Anschwellungen versehene Fäden eine nervöse Bewegung ihrer Länge nach fortpflanzen, ist wohl denkbar, kaum aber, dass jene besonders geeignet seien, objectives Licht zu leiten. Hier, wie überhaupt, scheint *Hannover* das Verhältniss des Lichts in physikalischem Sinn (Aetherschwingungen) zu den nervösen Thätigkeiten nicht genug zu beachten. Wenn derselbe sagt, dass es doch auf eine Leitung zum Bewusstsein ankomme, nicht auf einen Lichteindruck oder Lichtempfang, so ist diese Leitung bereits eine nervöse Thätigkeit, welche den Sehnervenfasern abzusprechen Niemand wohl eingefallen ist. Aber wie das objective Licht diese Thätigkeit des Sehnerven anzuregen vermag, ist das fragliche Moment, also gerade der Lichtempfang und nicht die Leitung zum Bewusstsein. Denn wenn die Ausstrahlung des Sehnerven für dieses physikalische Licht unempfänglich ist, so hat sie diess mit allen anderen Nerven unter gewöhnlichen Umständen gemein, und es wird Niemand verwundern, etwa den Tractus opticus oder die Centralorgane des Sehens für das objective Licht unempfindlich zu sehen. Darum ist gerade ein specifischer Apparat zu suchen, welcher die Eigenthümlichkeit hat, durch objectives Licht afficirt zu werden, und diesen glaube ich in der Stäbchenschicht zu finden. Nach dem bisherigen Stand der Dinge wenigstens ist mir eine andere Auffassung nicht möglich, doch werde ich stets bereit sein, neue Erfahrungen und bessere Einsicht anzuerkennen.

Die erörterte Frage, welche Elemente der Retina durch die Einwirkung des objectiven Lichtes zunächst afficirt werden, bildet die nothwendige Grundlage für die physiologische Deutung der Netzhaut überhaupt. Ist man erst über jenen Punkt zu einer bestimmten Ansicht gekommen, so kann man daran gehen, die Function der übrigen Retinaelemente zu untersuchen.

Im Allgemeinen kann diese nicht füglich anders aufgefasst werden, als dass die durch objectives Licht bewirkte Affection der Zapfen und Stäbchen vermittelst der an ihnen sitzenden Fäden und Körner auf die

Zellen rückwirke, und dass von diesen aus eine Leitung durch die Sehnervenfasern zu den Centralorganen des Sehens stattfinde. Die Erregung der letzten erscheint dann in unserem Bewusstsein unter der eigenthümlichen Form, welche wir Lichtempfindung, Licht im subjectiven Sinn nennen, weil sie am häufigsten und normal auf dem eben bezeichneten Wege durch objectives Licht (Aetherwellen?) angeregt wird, obschon eine Empfindung derselben Art auch durch andere Einwirkungen hervorgebracht werden kann, welche irgend eine Partie des ganzen Apparates treffen, von der Stäbchenschicht bis zu den Centralorganen, wie es scheint.

Will man die Thätigkeit der einzelnen Abschnitte des nervösen Apparats, welcher dem Gesichtssinn dient, genauer verfolgen, so befindet man sich vorläufig fast ganz auf dem Feld der Hypothese, und es wäre leichter, solche aufzustellen als zu widerlegen. Vermuthen darf man indess wohl, dass die einzelnen wesentlich verschieden gebauten Partien nicht in völlig gleicher Weise thätig sind. Eigenthümlicher Art ist ohne Zweifel die Thätigkeit der Zapfen und Stäbchen, welche durch die Einwirkung des Lichts unmittelbar erzeugt wird. Ueber die Art und Weise, wie man sich letztere vorstellen könnte, finden sich bereits in der früher citirten Schrift von *W. Wallace* S. 31 bemerkenswerthe Aeusserungen. Wenn man die äussere Schicht der Retina als eine Daguerreotype-Platte betrachte und die Körner, welche darauf liegen, als die Enden der Fasern, so könne das Auge als ein Gefühlsorgan (organ of touch) betrachtet werden, oder wenn man annehme, dass die Elektricität, welche durch Oxydation des wahrscheinlich in den Zapfen enthaltenen Phosphors entwickelt wird, längs der Fasern des Sehnerven fortgeleitet werde, so könne das Sehorgan als ein Telegraph betrachtet werden, durch welchen eine secundäre Reihe von Undulationen zum Gehirn gelangen. *E. H. Weber* (Ueber den Raumsinn) gründet darauf, dass die Stäbchen in querer Richtung leicht spaltbar sind, die Vermuthung, dass sie einen lamellösen Bau und somit eine gewisse Aehnlichkeit mit den Säulchen des elektrischen Organs einiger Fische haben möchten und meint, die Stäbchen möchten von Licht durchstrahlt eine Bewegung der Elektricität in den Nerven hervorrufen [1]).

[1]) Wenn *Weber* a. a. O. die Stäbchenschicht als Hülfsapparat des Sehnerven bezeichnet, so darf diess wohl im Ganzen als eine Bestätigung der von *Kölliker* und mir gemachten Aufstellung gelten, dass die Elemente derselben nervöse seien. Das Wesentliche gegenüber der frühern Auffassung als optischer Apparat besteht darin, dass das Licht in jener Schicht eine Molecularbewegung irgend einer Art hervorruft, welche 1) eben nicht mehr Licht (= Aetherschwingung) ist, und 2) eine cen-

Wie diess sich auch im Einzelnen herausstellen mag, so darf man wohl annehmen, dass die von den Zapfen (und Stäbchen) abgehenden Fäden bestimmt sind, die in jenen erzeugte Bewegung fortzupflanzen, wobei dahin stehen mag, ob die eingeschalteten kleinen Zellen (Körner), als deren Fortsätze eben jene Fäden anzusehen sind, eine eigene Function in Anspruch nehmen werden. Dagegen ist wieder höchst wahrscheinlich, dass den grösseren Ganglienzellen eine Thätigkeit zukommt, welche nicht als blosse Leitung zu bezeichnen ist. Es bilden dieselben einmal hauptsächlich die Verzweigungsstellen der Nervenfasern, indem manche Zellen mehrere, und zwar sich wieder theilende Fortsätze nach aussen senden, doch scheinen hieran die kleineren Zellen (Körner) ebenfalls betheiligt zu sein. Ausserdem aber dürften die Zellen, wie bereits *Kölliker* und *Remak* hervorgehoben haben, als ein flächenhaftes Ganglion anzusehen sein mit derselben Bedeutung, wie sie sonst centralen Theilen zukommt. Hiefür spricht noch das Entwicklungs-Verhältniss des Auges und es stellt sich im Ganzen eine grosse Analogie mit dem Gehörorgan heraus, seit *Kölliker* entdeckt hat, dass der *Corti*'sche Apparat in der Schnecke die Fortsetzung der Fäden des Hörnerven darstellt, welche in der Lamina spiralis durchweg mit Ganglienkugeln versehen sind [1]). Im Auge sind hiebei die von *Corti* beim Elephanten gesehenen Anastomosen mehrerer Ganglienzellen besonders zu berücksichtigen, welche, wenn sie sich allgemeiner bestätigen, wohl nur in der Weise gedeutet werden können, dass die Zellen Vermittlungspunkte nach Ort, Richtung, Qualität u. s. w. verschiedener Thätigkeiten darstellen, d. h. Centralorgane sind [2]). Die Sehnervenfasern endlich, welche die Zellen der Retina mit dem Gehirn in Verbindung setzen, verhalten sich ohne Zweifel ganz wie andere rein leitende Nerven, und es wird die Frage, ob lediglich elektrische Kräfte darin wirksam sind, oder ob elektrische Erscheinungen der Nervenleitung nur associirt sind u. dergl., für den Sehnerven zugleich mit den übrigen Nervenstämmen erledigt werden. Eine Frage, die leichter gestellt als beantwortet werden kann, wäre hiebei noch, ob in den Abschnitten vor und hinter den Zellen der Vorgang ein identischer ist, oder ob auch hierin die Zellen etwa modificirend wirken.

tripetale Leitung in den Nerven hervorzubringen vermag, mit welchen jene Elemente zusammenhängen, während das Licht als solches diess nicht vermag.

1) Gratulationsschrift an *Tiedemann*, S. 12.

2) *Kölliker* (Mikroskop. Anat., S. 698) macht besonders auf die Verbindung der Nervenzellenlagen in beiden Augen durch die Fibrae arcuatae antt. des Chiasma aufmerksam.

Von den inneren Theilen der Radialfasern wurde oben schon erwähnt, dass nach dem dermaligen Stand der Erfahrungen ich sie nicht als in dem nervösen Leitungsapparat inbegriffen ansehen zu müssen glaube, sondern als eine Art von Stroma- oder Bindesubstanz.

Hier ist nun noch die Bedeutung der granulösen Schicht zu erwähnen. Es liegt nahe, dabei auf die im Aussehen sehr ähnliche, ebenfalls ganz blass granulirte Substanz Rücksicht zu nehmen, welche häufig in den Centralorganen vorkommt, so bei Menschen in der Rinde des Gehirns, obschon die Identität beider Substanzen nicht gerade erwiesen ist. Jene feinkörnige Substanz der Centralorgane hat neuerdings *R. Wagner* [1] besprochen und ist geneigt, dieselbe bloss für ein Bette für die Blutgefässe zu halten, das Bindegewebe ersetzend und bestimmt, die Ganglienzellen vor Störungen durch die Blutgefässe zu schützen. Wo keine solchen zwischen den Ganglienzellenaggregaten vorhanden seien, fehle auch die feinkörnige Masse. *Wagner* schliesst sich also mehr der auch schon von *Kölliker* (Mikr. Anat., Bd. II, S. 545) ausgesprochenen Ansicht an, dass die Bedeutung jener Substanz eine mechanische sei, doch hält er auch die Ansicht von *Henle* (Allgem. Anat., S. 769) für möglich, nämlich dass sie eine Art Matrix für die Bildung neuer Ganglienzellen sei. Was man an der granulösen Substanz der Retina sieht, gibt für diese letztere Ansicht kaum Anhaltspunkte, wiewohl ich sonst vollkommen anerkenne, dass die granulöse Substanz um Nervenzellen mit dem Inhalt der letzteren die allergrösste Aehnlichkeit hat. Es ist dieselbe nämlich in der Retina in einer eigenen Schicht gelagert, an deren Grenze man nichts von einer successiven Ersetzung der Ganglienzellen durch neugebildete wahrnimmt. Das ausnahmsweise Vorkommen freier Kerne an der innern Grenze der granulösen Schicht beim Frosch allein könnte in diesem Sinn gedeutet werden. Ebenso wenig aber bildet die granulöse Substanz in der Retina einen Schutz für die Ganglienzellen gegen die Blutgefässe, denn letztere liegen zum grössern Theil zwischen den Ganglienzellen selbst als in der granulösen Schicht, und wenn, wie ich glaube, bei vielen Thieren die Retina gar keine eigenen Blutgefässe enthält, so würde jene Substanz hier überflüssig sein. Sie bildet aber, so weit bis jetzt bekannt ist, überall eine deutliche, eigene Schicht. Im Uebrigen sind für diese Substanz der Retina zwei ähnlich entgegenstehende Ansichten aufgestellt worden, wie für die in den Centralorganen. Die Meisten nämlich sprachen früher nur von einer körnigen Grundsubstanz der Retina, welcher keine weitere Bedeutung beigelegt

[1]) Göttinger Nachrichten, 1854, S. 28.

wurde. *Pacini* und *Remak* dagegen erklärten die fragliche Schicht für wesentlich aus feinen Nervenfasern zusammengesetzt. Sicher ist, wie oben bereits angegeben, dass die Schicht erstens durchtretende Radialfasern enthält, und zweitens Fortsätze der Ganglienzellen, welche sich zum Theil verzweigen. Ausserdem scheint noch eine völlig amorphe Substanz da zu sein, welche, der Bindesubstanz angehörig, hie und da mit den Radialfasern in engerer Verbindung steht. Ob damit Alles erschöpft ist, möchte ich darum nicht ganz bestimmt aussprechen, weil man, sowohl an anderen Stellen als in der Retina, manchmal kaum zu unterscheiden vermag, was faserig ist, was bloss körnig, und fast sagen könnte, es gäbe auch im Nervensystem solche Anordnungen der Molecüle, dass Uebergänge existiren von dem, was faserig ist, zu dem, was nicht mehr so genannt werden kann [1]). Ich muss indessen nochmal meinen Zweifel aussprechen, ob die fragliche Retina-Schicht nach den Meridianen verlaufende Fasern in der von *Pacini* und *Remak* angegebenen Weise wirklich enthält, und will nur noch bemerken, dass dadurch zwar die Analogie mit anderen Centralorganen allerdings vermehrt würde, noch mehr aber die Schwierigkeit, den Verlauf der nervösen Leitung im Sehorgan zu verfolgen und zu deuten.

Wenn man einzelne Modalitäten des Sehens ins Auge fasst, so scheint leider für eine Theorie der Auffassung differenter Eindrücke, welche dieselben Netzhautstellen nach einander treffen, namentlich für die Einwirkungsweise der verschiedenen Farben auch aus den neueren Untersuchungen vorläufig kein irgend brauchbarer Anhaltspunkt hervorzugehen. Dagegen müssen dieselben einladen, eine Frage wieder aufzunehmen, welche früher namentlich von *J. Müller* und *Volkmann* erörtert wurde, und welche nicht bloss für den Gesichtssinn, sondern für die Physiologie des Nervensystems überhaupt von grossem Interesse ist. Es ist diess das quantitative oder numerische Verhältniss der von der Netzhaut aus angeregten differenten Eindrücke zu den vorhandenen nervösen Elementen. Es ist nicht leicht eine andere Stelle des Nervensystems so geeignet als die Netzhaut, um zu untersuchen, welche anatomischen Bedingungen einer von anderen gleichzeitigen Thätigkeiten isolirten Function entsprechen, hier einer Localitätsempfindung, welche von benachbarten als different erscheint.

Als man annahm, dass das Licht auf die Ausbreitung des Sehnerven direct einwirke, musste man in unlösbare Schwierigkeiten ge-

[1]) Dass es Anderen ähnlich ergeht, schliesse ich u. A. daraus, dass *Remak* sogar die Substanz der Ganglienkugeln als «fibrillöse» Masse bezeichnet (Gangliöse Nervenfasern, S. 3).

rathen (*Volkmann,* Handwörterbuch d. Physiol., Artikel Sehen, S. 335), denn es schien unvermeidlich, anzunehmen, dass aliquote Theilchen einer und derselben Faser differente Eindrücke aufnehmen, auch wenn man darauf Rücksicht nahm, dass nur die Axengegend scharf empfindet, und daher nur dort die Fasern dicht liegen, weiterhin aber durch immer grössere Zwischenräume getrennt sein liess (*J. Müller,* Handbuch d. Physiologie und Archiv, 1837, S. XV). Nun, wo die Auffassung des Lichtes durch eine regelmässige Mosaik weniger Anstände von vornherein bietet, darf man eher auf einen Erfolg hoffen, wenn man Fragen, wie die nachstehend erwähnten, einer nähern Untersuchung unterwirft. Welche Zahl von Nervenfasern tritt überhaupt in die Retina? [1]) Wie verhält sich dazu die Zahl der Ganglienzellen? Wie gross ist die Zahl der isolirten Empfindungen, deren die Retina in ihrer ganzen Ausdehnung fähig ist? [2]) Dieselben Fragen sind dann für einzelne Districte näher und ferner von der Sehaxe zu stellen, und es muss hiebei auf die Entwicklung des Apparats von Körnern, Stäbchen und Zapfen Rücksicht genommen werden, welcher an den einzelnen Stellen auf je eine Nervenfaser, eine Ganglienzelle, eine isolirte Sensation kommt [3]). Welche Folgerungen sich ergeben würden, wenn solche Zählungen auch nur einigermaassen annähernd gelingen, ist von selbst klar. Gleiche Zahlen für Nerven, Zellen und sensible Punkte würden für eine isolirte Leitung durch je eines jener Elemente bis zu den Centralorganen sprechen. Beträchtlich geringere Zahlen für die Nerven würden andeuten, dass eine Faser verschiedene Zustände zu leiten im Stande sei; grössere Zahlen dagegen würden für die verschiedene Natur der Nervenfasern und die centrale Bedeutung der Zellen sprechen; beträchtlich grössere Anzahl der different sensibeln Punkte gegen die Zellen würde anzeigen, dass verschiedene Zapfen und Stäbchen für sich oder vermittelst der Körner im Stande sind, in einer Zelle Thätigkeiten hervorzurufen, welche von den Nerven als different weiter geleitet werden u. s. w. Es hat keinen Werth, solche Möglichkeiten zu verfolgen, so lange die Basis noch fehlt. Diese zu erlangen ist natürlich mit enormen technischen und sonstigen Schwierig-

[1]) Hiebei wäre auf etwaige Theilungen, so wie auf die vordere und hintere Commissur am Chiasma Rücksicht zu nehmen, welche für diese Zählung sehr misslich sind.

[2]) Um diess zu bestimmen, wird man in der von *Volkmann* angegebenen Weise die Fähigkeit der Netzhaut, Differenzen zu erkennen, Grad für Grad vom Axenpunkte aus verfolgen müssen.

[3]) Bei den mehr peripherischen Gegenden würden die optischen Verhältnisse zu berücksichtigen sein, indess werden jene gegen die mehr centralen Partien einen sehr geringen Ausschlag geben.

keiten verbunden, doch zweifle ich nicht, dass mit der Zeit einige Punkte wenigstens zu erreichen sind. Man muss natürlich vorzugsweise Menschen-Augen benutzen, doch dürfte man wohl auch von mehr oder minder scharf sehenden Thieren hinlänglich verschiedene Werthe erhalten, wobei jedoch u. A. die Grösse des Gesichtsfeldes nicht ausser Acht zu lassen ist.

Einstweilen gibt die beiläufige Schätzung der eben berührten Verhältnisse sehr in die Augen springende Resultate. Die Gegend des gelben Flecks, welche die relativ grösste Zahl different sensibler Punkte besitzt, erhält auch die grösste Menge von Nervenfasern. Gegen die Peripherie nimmt mit dem Distinctionsvermögen auch die Zahl der Nervenfasern ab, welche für einen gewissen Bezirk bestimmt sind. Diess ist besonders längs einer (nicht ganz) horizontalen Linie zu erkennen, welche vom gelben Fleck nach aussen läuft. Dort sieht man (s. S. 80 und Fig. 6 der Retinatafel bei *Ecker*) die Nervenzüge je weiter gegen die Peripherie um so mehr sich ausbreiten, und man wird dort vermöge des eigenthümlichen Nervenverlaufs nicht durch Fasern, welche bloss über die mehr centralen Partien hinziehen, irre geführt. Sehr analog den Nerven verhalten sich die Ganglienzellen, welche, am gelben Fleck zu einer mehrfachen Schicht angehäuft, gegen die Peripherie successive an Zahl abnehmen. Berücksichtigt man zugleich die Elemente der Stäbchenschicht, so folgt nothwendig, dass, je näher der Axe, eine um so geringere Zahl derselben mit einer Nervenfaser und einer Ganglienzelle in Verbindung steht. Da es, wie ich oben gezeigt habe, sehr wahrscheinlich ist, dass in der Axengegend je ein Zapfen einem discret sensibeln Punkt entspricht, so darf man vermuthen, dass dort jeder Zapfen mit einer eigenen Zelle und Faser zusammenhänge, und durch diese isolirte Leitung die Gesichtsschärfe jener Gegend bedingt sei. Auch die directe Untersuchung ergibt wenigstens so viel, dass von den mehr peripherisch gelagerten Ganglienzellen zahlreichere und mehr verästelte Fortsätze ausgehen als von denen in der Umgebung der Axe, an welchen man nur einen nach aussen gerichteten Fortsatz zu finden pflegt. Dass nicht jeder Zapfen an sich eine discrete Empfindung vermittelt, geht daraus hervor, dass ihre Zahl zwar im Umkreis des gelben Flecks abnimmt, aber weiterhin nicht mehr in dem Maass, als es bei der Gesichtsschärfe der Fall ist [1]). Durch das Verhältniss, dass an je einer Zelle

[1]) Das alleinige Vorkommen von Zapfen am gelben Fleck scheint denselben eine grössere Bedeutung zuzusprechen als den Stäbchen, und man könnte leicht auf den Gedanken kommen, dass nur jene die Function der Lichtperception hätten, diese aber eine andere Bedeutung. Doch wird man bei

(und Faser?) weiterhin eine grössere Zahl von peripherischen Elementen sitzt, erklärt sich auch die interessante Erfahrung von *Volkmann*, dass die Fähigkeit, Distanzen zu unterscheiden, viel rascher von der Axengegend aus abnimmt, als die Fähigkeit, einen einfachen Lichteindruck wahrzunehmen. Wenn nur eines der peripherischen Elemente angeregt wird, kann eine Empfindung stattfinden, zwei getrennte Bilder werden aber nur wahrgenommen, wenn sie in verschiedene Bezirke fallen, die gegen die Peripherie zu immer grösser werden [1]).

Es sind in dem Bisherigen Lücken genug in der Kenntniss der normalen menschlichen Retina erwähnt worden, welche ebenso viele Aufgaben sind, deren Lösung die Physiologie von der Anatomie verlangt. Es mag aber zum Schluss hier erlaubt sein, noch auf zwei andere Quellen kurz hinzuweisen, welche mancherlei Aufschlüsse auch für die Physiologie versprechen. Es ist diess einmal eine genaue und umfassende Vergleichung der Netzhautstructur bei möglichst vielen verschiedenen Thieren, eine vergleichende Histologie der Netzhaut, wobei es von besonderer Wichtigkeit sein wird, zugleich das Verhalten der nervösen Elementartheile in anderen peripherischen und centralen Organen bei denselben Thieren zu prüfen.

Endlich können Untersuchungen kranker Netzhäute, mit Rücksicht auf die jetzige Kenntniss des normalen Baues unternommen und mit den Erscheinungen im Leben zusammengehalten, ein bis jetzt fast unbekanntes Feld der Erkenntniss für die Bedeutung der nervösen Elementartheile überhaupt eröffnen, und müssen insbesondere der Ophthalmologie eine sehr dringende Vervollständigung der Lehre von den Netzhautaffectionen verschaffen.

der grossen Aehnlichkeit beider Elemente eine analoge Function so lange voraussetzen müssen, als keine bestimmteren Anhaltspunkte für das Gegentheil vorliegen.

[1]) Hiebei sind ausserdem die Erörterungen von *E. H. Weber* über Empfindungskreise zu berücksichtigen, zu welchen die Maasse der Empfindlichkeit am gelben Fleck insofern nicht ganz passen, als die grosse Gesichtsschärfe nicht erklärt werden könnte, wie oben geschehen ist, wenn für die Auffassung zweier getrennter Eindrücke es erforderlich ist, dass wenigstens ein sensibler Punkt auf den Zwischenraum zwischen beiden fällt.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I. II.

Sämmtliche Figuren sind bei 200—350maliger Vergrösserung gezeichnet.
Für die Figuren 1, 2, 15, 16, 17 gilt überall folgende Bezeichnung:

1) Stäbchenschicht.
2) Aeussere Körnerschicht.
3) Zwischenkörnerschicht.
4) Innere Körnerschicht.
5) Granulöse Schicht.
6) Nervenzellenschicht.
7) Sehnervenfasern.
8) Begrenzungshaut.

Fig. 1. Senkrechter Schnitt aus der Retina des Barsches (Perca). *a* Pigmentzellen, deren der Chorioidea zugewendete Seite einen hellern Saum bildet. Ihre Fortsätze (Pigmentscheiden) verdecken die Stäbchen fast gänzlich. Die Spitzen des links vorstehenden Zwillingszapfens sind ebenfalls noch von Pigment bedeckt. Einzelne Stäbchen sind an beiden Rändern des Schnitts sichtbar; *b* Zapfenspitze; *c* Zapfenkörper; *d* Fortsatz, durch welchen derselbe über *e*, die Grenzlinie der Stäbchen- und Körner-Schicht, mit *f*, dem Zapfenkorn, in Verbindung steht; *g* Stäbchenkorn; *h* Anschwellungen an den Fäden der Zapfenkörner; *i* Anschwellungen der Radialfasern *k*; die inneren Enden der letzteren sind zwischen den Sehnervenfasern bis zur Limitans sichtbar.

Fig. 2. Senkrechter Schnitt aus der Retina des Frosches. *a* Pigmentzellen mit ihren Kernen; *b* Stäbchen; *c* Zapfen; *d* Grenzlinie der Stäbchen- und Körnerschicht; *e* Anschwellung der Radialfaser *f*, deren konisches Ende *g* an die Limitans stösst.

Fig. 3. Elemente der Stäbchenschicht von Fischen. *a* Einfache Zapfen vom Barsch; α Spitze, β Körper; γ Fortsatz zur Verbindung mit dem kernhaltigen Zapfenkorn δ; ε Faden, in welchen das Zapfenkorn sich fortsetzt; *b* Zwillingszapfen mit zwei Spitzen und zwei Fäden; *c* Stäbchen mit einem Stäbchenkorn; *d* Stäbchen mit varicösem Faden; *e, f* Stäbchen vom Hecht, an welchen der Anschein einer zarten umhüllenden Membran aufgetreten ist; *g* Zwillingszapfen, dessen beide Körperhälften (ohne Spitzen) durch Aufquellen in kugelige Massen mit anscheinender Membran und körnigem Inhalt umgewandelt sind.

Fig. 4. Elemente der Stäbchenschicht vom Frosch. *a* Zapfen mit seinem Korn; *b* Zapfen in etwas gequollenem Zustand, von seinem Korn getrennt; *c* Zapfen, an dessen Spitze eine durch eine helle Linie getrennte feine Verlängerung aufsass; *d* Stäbchen mit seinem Korn; *e* Stäbchen in verstümmeltem Zustand, wie man sie gewöhnlich sieht, mit einer durch eine Querlinie getrennten blassern Spitze, ohne Korn; *f* Stäbchen, in dessen Innern sich durch Sublimat ein krümeliger Cylinder gebildet hat.

Fig. 5. Isolirte Radialfasern von Fischen. *a* Vom Kaulbarsch (Acerina); *b* vom Karpfen (Cyprinus); *c* vom Barsch (Perca); *d* eine Faser, welche von einer Nervenzelle auszugehen schien (von C. barbus). Die verschiedenen Formen sollen nicht als charakteristisch für die Species gelten.

Fig. 6. Isolirte Radialfasern vom Frosch.

Fig. 7. Ganglienzelle vom Frosch.

Fig. 8. Ganglienzellen von Perca und Cyprinus.

Fig. 9—14. Zellen der Zwischenkörnerschicht verschiedener Thiere.

Fig. 9. Zellen der Zwischenkörnerschicht von Acerina im Zusammenhang, von der Fläche. Es ragt oben das Netz der innern, unten das der äussern Zellenlage etwas vor.

Fig. 10. Zelle der Zwischenkörnerschicht von Acerina, aus der äussern Lage.

Fig. 11. Eine solche Zelle aus der innern Lage, von 0,15 Mm. Länge. *a* Kern derselben.

Fig. 12. Zelle aus der Zwischenkörnerschicht von Perca.

Fig. 13. Solche aus der Retina von Cyprinus carpio.

Fig. 14. Zellen der Zwischenkörnerschicht von Chelonia Midas. Ein Kern war hier nicht zu sehen.

Fig. 15. Senkrechter Schnitt aus der Retina der Taube. Die äussere Hälfte der Stäbchen und Zapfen, bis gegen die farbigen Kügelchen hin, ist in die Pigmentzellen eingesenkt. Rechts ist ein Zapfen mit rothem Kügelchen in Verbindung mit einem spindelförmigen äussern Korn und dem davon abgehenden Faden isolirt. Das Zapfenstäbchen hat sich etwas umgerollt.

Fig. 16. Senkrechter Schnitt aus der menschlichen Retina, neben der Eintrittstelle des Sehnerven, in gleicher Richtung mit der Nervenausbreitung gemacht. Der Schnitt hat in der sehr mächtigen Nervenschicht links ein Nervenbündel getroffen, rechts den Zwischenraum von zwei solchen, welcher von dicht stehenden Radialfasern ausgefüllt ist. Bei *a* verläuft ein Blutgefäss.

Fig. 17. Schnitt aus dem gelben Fleck der menschlichen Retina, etwa 0,3 Mm. aufwärts von der Mitte der Fovea centralis, nahe am Rande derselben.

Fig. 18. Elemente der Stäbchenschicht von der Taube, stärker vergrössert als Fig. 15. *a* Stäbchen: α äussere, β innere, allmälich zugespitzte Hälfte, γ Stäbchenkorn; *b*—*d* Zapfen mit verschieden farbigen Kügelchen: α Zapfenstäbchen, β Zapfenkörper, γ Zapfenkörner; *e* röthlich gefärbter Zapfen; *f* Zwillingszapfen vom Huhn, mit zwei Kügelchen und zwei Spitzen, deren eine abgebrochen ist; *g* Stäbchen, dessen innere Hälfte durch Aufquellen verändert ist.

Fig. 19. Nervenzellen von der Retina der Taube.

Fig. 20. Nervenzellen aus der menschlichen Retina. *a* Zelle mit einem varicösen horizontalen Fortsatz (Nervenfaser) und zwei Fortsätzen, welche in die granulöse Substanz treten; *b* Zelle mit einem solchen Fortsatz; *c* Zelle, zu welcher die Nervenfaser von der innern Seite her tritt, mit einem Klümpchen granulöser Substanz; *d* Zelle mit mehrfach verästeltem Fortsatz; *e* Zelle in Verbindung mit einem Element der innern Körnerschicht.

Fig. 21. Elemente der Stäbchenschicht vom Menschen. *a* Stäbchen mit seinem Korn unmittelbar verbunden; *x* Querlinie an der Grenze der innern und äussern Hälfte; *b* Stäbchen durch einen Faden mit seinem Korn verbunden; *c* Stäbchen, dessen innere Hälfte durch Quellen blasser geworden ist; *d* Zapfen mit dem Zapfenkorn; *e* ein solcher vom gelben Fleck, schlanker, ohne Absetzung der Spitze; *f* Zapfen, der ausnahmsweise noch eine feine Verlängerung auf seiner Spitze trug.

Fig. 22. Zellen des Ciliartheils der Retina vom Menschen, mit drei Pigmentzellen, im Profil.

Fig. 23. Dunkelrandige Nervenfaser mit Axencylinder aus der Retina des Kaninchens.

Fig. 24. Zellen von der Innenfläche der Chorioidea vom weissen Kaninchen, mit Fettkügelchen.

Fig. 25. Isolirte Radialfasern von der Taube.

Fig. 26. *a*—*c* Radialfasern vom Menschen, *a* mit konischem, *b* mit getheiltem innern Ende, *c* eine solche so fest an einer Nervenzelle anliegend, dass beide verbunden zu sein scheinen; *d* Radialfaser vom Rind, innen getheilt, mit seitlicher Anschwellung; *e* Radialfaser mit Aestchen, welche sich in der granulösen Schicht verloren; *f* drei Radialfasern aus einer gemeinschaftlichen Basis entspringend.

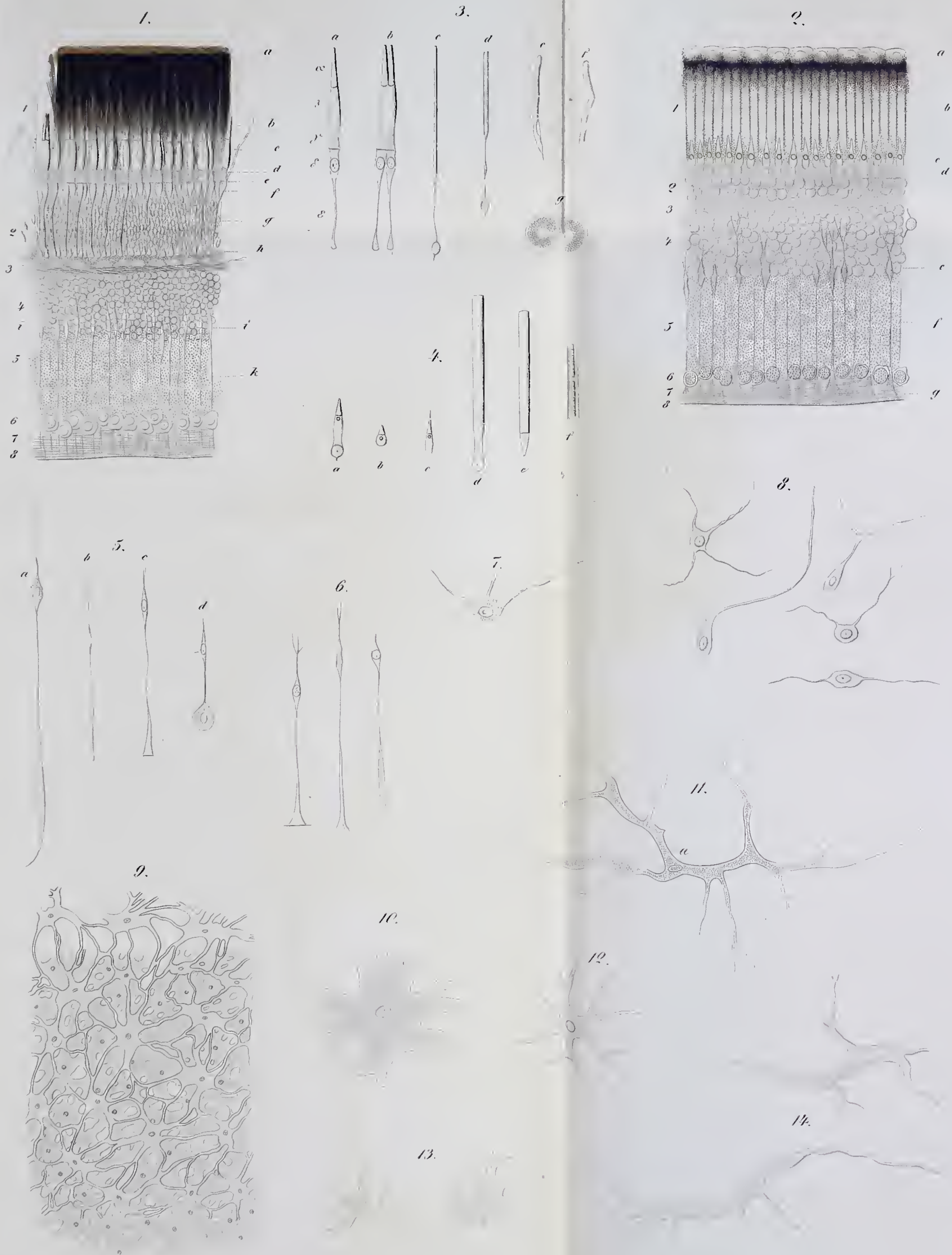
Nachträge.

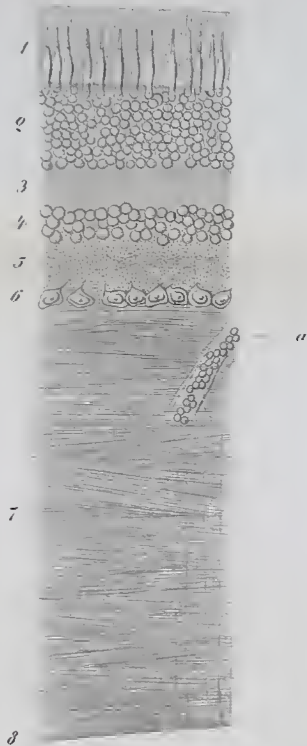
Bergmann hat Beobachtungen über den gelben Fleck mitgetheilt (Zeitschr. f. rat. Med., Bd. V, S. 245), worin er besonders die Gestaltung der innern Oberfläche, den Mangel der Ganglienzellen in der Fovea centralis und die schräge Lage der Fasern in der Zwischenkörnerschicht hervorhebt. Ich glaube, dass allen drei Punkten das natürliche Verhalten theilweise zu Grunde liegt, aber nicht in dem Maasse, als *Bergmann* annimmt. Deutliche Randwülste und ein Mittelwulst, besonders aber eine sehr scharf gezeichnete eckige Fovea von 0,17‴ Durchmesser, auf deren Boden die Ganglienzellen fehlen, scheint mir auch jetzt nicht der normale Zustand zu sein, um so mehr, als die beiden Körnerschichten sammt der Zwischenkörnerschicht und der Zapfenschicht dort nur 0,03‴ gemessen haben, also fast so viel, als sonst die Zapfen allein messen. Ebenso muss ich die stark schräge und sogar horizontale Richtung der Fasern in der Zwischenkörnerschicht bei der grossen Unregelmässigkeit, welche man darin in verschiedenen Augen findet, zum grossen Theil für ein Leichenphänomen halten. Es wäre auch schwer zu begreifen, dass die inneren Körner überall in der Fovea liegen, während die Zwischenkörnerfasern zu den nur im Umkreis liegenden Zellen parallel hinziehen.

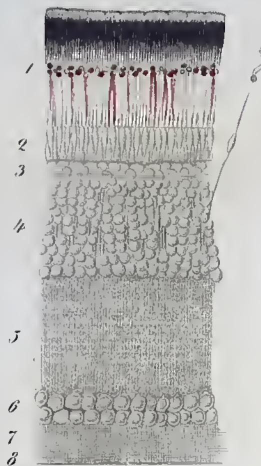
Von *Blessig* ist eine ausführliche Abhandlung De retinae textura erschienen, unter den Auspicien von *Bidder* und *Schmidt.* Dieselbe enthält chemische Untersuchungen von Letzterem, deren Genauigkeit vollkommen sein mag. Von den mikroskopischen Angaben lässt sich diess nicht sagen. Ihr Hauptwerth dürfte darin bestehen, dass sie vielleicht durch ihren Widerspruch gegen das, was Andere beschrieben haben, recht viele Forscher zur eigenen Untersuchung der in Frage gestellten Punkte anregen. Die Beobachter werden dann selbst urtheilen können, was von den Hauptresultaten *Blessig's* zu halten ist, dass die Opticusfasern die einzigen nervösen Elemente in der Retina seien, alles Uebrige Bindegewebe; insbesondere die sogenannten Ganglienzellen = Bindegewebsmaschen; dass über den Aequator des Auges nach vorn bloss Stäbchen- und Körnerschicht existiren; dass Radialfasern, welche durch die moleculäre Schicht hindurchtreten, nicht existiren u. dergl.

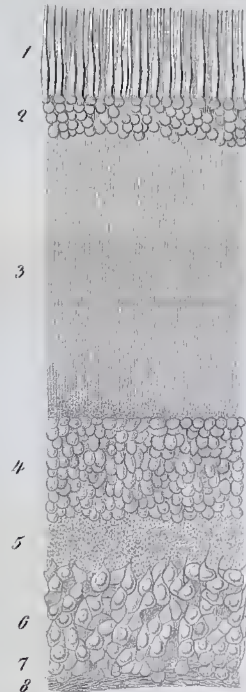
Donders hat bei Betrachtung der Blutbewegung im Auge eine sehr sorgfältige Darstellung der anatomischen Verhältnisse des Sehnerveneintritts gegeben (Archiv f. Ophthalmol., I, 2, S. 84).

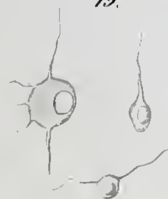
Druck von F. A. Brockhaus in Leipzig.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.



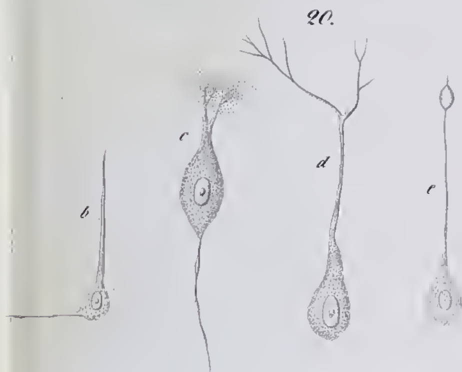


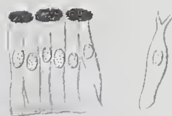


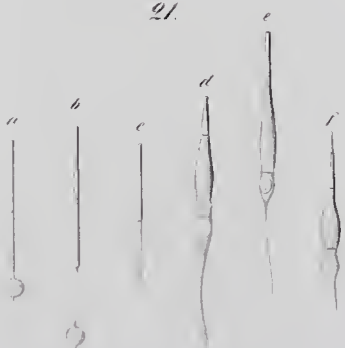


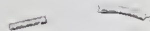






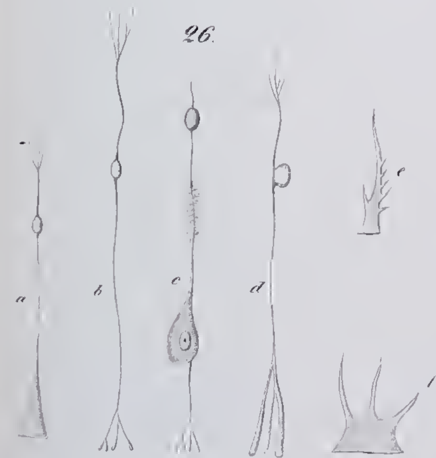












H. Müller et Stang del.

Wagenschieber sc.